Untersuchungen über das embryonale und postembryonale Organwachstum bei Vogelarten mit verschiedenem Ontogenesemodus

---

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Magdalena NEFF
aus Lörrach-Tumringen (Deutschland)

1967

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1972

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546022_0024

Untersuchungen über das embryonale und postembryonale Organwachstum bei Vogelarten mit verschiedenem Ontogenesemodus

---

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Magdalena NEFF

aus Lörrach-Tumringen (Deutschland)

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1972

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. R. Geigy.

Basel, den 27. Juni 1967.

Prof. Dr. H. HUBER,
Dekan.

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*
Bd. 79, Heft 4, Jahr 1972

CURRICULUM VITAE

Als Tochter des Kaufmanns Otto Neff (verstorb. 1941) und seiner Ehefrau Anna geb. Ohm wurde ich, Anna Magdalena Neff, am 31. Dezember 1925 in Tumringen (b. Lörrach/Baden) geboren.

Nach 8 Jahren Volksschule besuchte ich 1940 bis 1942 die Höhere Handelsschule in Lörrach. Anschliessend arbeitete ich im kaufmännischen Betrieb meiner Mutter. Nach dreijährigem Besuch des Realgymnasiums in Lörrach bestand ich 1950 die Reifeprüfung. Im Wintersemester 1950/51 immatrikulierte ich mich an der Universität Basel, wo ich Zoologie als Hauptfach, Botanik, Bakteriologie-Hygiene und Geologie-Paläontologie als Nebenfächer studierte.

Ich besuchte die Vorlesungen und Kurse der folgenden Professoren und Dozenten: Batschelet, Brückner, Dahn, Erlenmeyer, Gantner, Geiger-Huber, Geigy, Handschin, P. Huber, Kuhn, Lüscher, Mislin, Nüesch, Portmann, Reichel, Reiff, Schenk, Stingelin, Tomcsik, Wolf-Heidegger, Verzár, Vonderschmitt, Vosseler.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt Basel. Dort war ich in der Zeit von 1960 bis 1966 auch als Sekretärin bei Prof. Portmann tätig.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tome 79, fasc. 4, nº 64: 1471-1597 — Février 1973

Untersuchungen über das embryonale und postembryonale Organwachstum bei Vogelarten mit verschiedenem Ontogenesemodus

von

Magdalena NEFF
(Zoologische Anstalt der Universität Basel)

Mit 36 Abbildungen und 25 Tabellen

INHALT

Einleitung 1472
Material und Methode 1474
I. Das embryonale und postembryonale Organwachstum bei Nestflüchtern 1476
A. Stockente *(Anas platyrhynchos)* 1476
B. Haushuhn *(Gallus domesticus)* 1483
II. Das embryonale und postembryonale Organwachstum bei Nesthockern 1494
A. Wellensittich *(Melopsittacus undulatus)* 1494
B. Alpensegler *(Apus melba)* 1500
C. Haustaube *(Columba domestica)* 1506
D. Amsel *(Turdus merula)* 1512
E. Haussperling *(Passer domesticus)* 1518
F. Star *(Sturnus vulgaris)* 1524
III. Vergleichender Überblick über das Organwachstum bei den untersuchten Nestflüchter- und Nesthockerarten 1530
A. Die postembryonalen Vermehrungsfaktoren 1530
B. Das Organwachstum als Funktion des Körperwachstums 1534
a). Embryonalperiode 1534
b). Postembryonalperiode 1535

c). Vergleich der embryonalen und postembryonalen Verhältnisse . . . 1537
C. Relative Organgewichte . . . 1537
D. Der Trockensubstanzgehalt . . . 1538
a). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonalzeit . . . 1539
b). Über den Trockensubstanzgehalt der Organe während verschiedener Phasen der Postembryonalzeit . . . 1539
c). Das relative Trockengewicht des Integuments . . . 1540
IV. Charakterisierung der einzelnen Entwicklungsabschnitte . . . 1542
A. Die Embryonalperiode . . . 1542
B. Der Schlüpftag . . . 1545
C. Die Postembryonalperiode . . . 1548
a). Der Begriff der Postembryonalzeit . . . 1548
b). Das postembryonale Organ- und Körperwachstum . . . 1548
c). Das postembryonale Übergewicht . . . 1553
V. Das Wachstum als charakteristisches und spezifisches Ontogenesemerkmal . . . 1560
A. Nestflüchter . . . 1562
1. *Gallus domesticus* . . . 1564
2. *Anas platyrhynchos* . . . 1568
B. Nesthocker . . . 1571
1. *Columba domestica* . . . 1572
2. *Apus melba* . . . 1574
3. *Melopsittacus undulatus* . . . 1577
4. *Turdus merula* . . . 1580
5. *Passer domesticus* . . . 1581
6. *Sturnus vulgaris* . . . 1582
VI. Versuch einer neuen Gliederung der Vogelontogenesen . . . 1585
Zusammenfassung . . . 1590
Résumé . . . 1593
Summary . . . 1593
Literatur . . . 1594

EINLEITUNG

Dem tierischen Wachstum galten schon viele Untersuchungen, die zum Ziel hatten, allgemeine Wachstumsgesetze zu finden und anzuwenden. Weniger Gewicht wurde bisher auf die Tatsache gelegt, dass das Wachstum ein wichtiger Teilprozess der Ontogenese einer Tierart ist und dass es in diesem Zusammenhang neben allgemeinen Gesetzmässigkeiten gruppen- oder arttypische Besonderheiten aufweisen kann.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Gewichtswachstum von Körper

und Organen verschiedener Vogelarten während ihrer embryonalen und postembryonalen Entwicklung. Im Mittelpunkt stehen dabei die Beziehungen zwischen den beiden Ontogenesetypen Nestflüchter und Nesthocker, wie sie auch in anderen aus der Zoologischen Anstalt Basel hervorgegangenen Studien bereits behandelt worden sind.

Die Ergebnisse früherer Untersuchungen wurden teilweise in dieser Arbeit verwertet: LATIMER (1924, 1925, 1928) analysierte das postembryonale Körper- und Organwachstum beim Huhn; die Studien von KAUFMAN (1927, 1929, 1930, 1962) und KAUFMAN et al. (1931, 1934) befassten sich mit dem embryonalen und postembryonalen Organwachstum bei Huhn und Taube. Das embryonale Organwachstum beim Hühnchen wurde ferner durch SCHMALHAUSEN (1926, 1927) und DUYFF (1939) untersucht. SUTTER (1943) verglich das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln und lenkte dabei die Aufmerksamkeit stärker auf die komplexen Wachstumsverhältnisse bei den Nesthockern, die im Gegensatz zu den als schlechthin vogeltypisch geltenden Verhältnissen beim Haushuhn oft wenig beachtet werden. KOCHER (1948) untersuchte schliesslich das gesamte Hirnwachstum beim Alpensegler.

A. PORTMANN hat in seinen umfassenden Studien über die Ontogenese der Vögel seit 1935 immer wieder auf die Besonderheiten im Verlauf des Organwachstums beider Ontogenesetypen hingewiesen und ihre Bedeutung im Gesamtbild der Vogelentwicklung aufgezeigt. Diese Aspekte sollen durch unsere ergänzenden Untersuchungen an Hand von zahlreicherem Material weiterverfolgt und vertieft werden.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstanden ist, danke ich besonders herzlich für die Überlassung des Themas, für seine vielfältigen Anregungen und seine wertvolle Kritik. Ebenso gilt mein herzlicher Dank Herrn Prof. Dr. R. Geigy für die Übernahme des Korreferates. — Für die Unterstützung, die mir bei der Beschaffung des notwendigen Materials für meine Untersuchungen zuteil wurde, danke ich an dieser Stelle besonders Herrn H. Arn, der mir sorgfältig datierte Stadien aus der von ihm betreuten Solothurner Alpensegler-Kolonie zur Verfügung stellte, ausserdem Herrn H. Feuz (Tierpark „Lange Erlen", Basel), Herrn Dr. A. Schifferli (Vogelwarte Sempach) und zahlreichen anderen Helfern. Ferner danke ich cand. phil. R. Heinertz für seine Hilfe bei der Ausführung der Zeichnungen.

MATERIAL UND METHODE

TABELLE 1.

Untersuchte Vogelarten

Art	Brutzeit (Tage)	Alter (Tage)	Anzahl
a) Nestflüchter:			
1) *Anas platyrhynchos*, Stockente	28	e: 8—28 pe: 0—ca. 120 ad:	34 68 7
2) *Gallus domesticus*, Haushuhn	21	e: 7—20 pe: Schlüpftag	22 2
b) Nesthocker:			
1) *Melopsittacus undulatus*, Wellensittich	18	e: 13—18 pe: 0—ca. 120	27 61
2) *Apus melba*, Alpensegler	20	e: 11—20 pe: 0—50 ad:	24 38 7
3) *Columba domestica*, Haustaube	17	e: 11—17 pe: 0—ca. 65 ad:	23 51 8
4) *Turdus merula*, Amsel	14	e: 11—14 pe: 0—100 ad:	24 61 4
5) *Passer domesticus*, Haussperling	13	e: 9—13 pe: 0—ca. 25 ad:	21 55 6

e = embryonal, pe = postembryonal, ad = adult.

Wie Tabelle 1 zeigt, wurde bei den Nesthockern nur die spätembryonale Entwicklung untersucht. Die etwas unregelmässige Verteilung hinsichtlich der Postembryonalstadien der einzelnen Arten ist auf die verschiedenen praktischen Möglichkeiten der Materialbeschaffung zurückzuführen.

Die Embryonalstadien stammen im allgemeinen aus Eiern, die unter natürlichen Bedingungen bebrütet wurden. Lediglich die Eier der Stockente (aus Zuchten des Tierparks „Lange Erlen", Basel, und aus der Vogelwarte Sempach) wurden in unserem Institut künstlich erbrütet, wo auch die Aufzucht der jungen Enten erfolgte. Die Eier und Jungvögel des Alpenseglers stammen aus der Brutkolonie in Solothurn, die des Wellensittichs aus Zuchten der Zoologischen Anstalt Basel; bei den Tauben handelt es sich um Embryonalstadien aus einer Brieftaubenzucht und um Junge aus Nestern der in Basel verwilderten Haustauben. Die Eier von Amsel und Haussperling sammelte ich im Freiland (Basel und Umgebung). (Beim Sperling waren die Nester meistens schwer zugänglich, so dass eine regelmässige Kontrolle und daher genaue Datierung mancher

Stadien nicht möglich war und deren Alter durch Vergleich annähernd bestimmt werden musste.) Die Jungvögel von Amsel und Sperling wie auch die jungen Tauben wurden kurz vor dem Zeitpunkt des Ausfliegens den Nestern entnommen und, soweit es nötig war, in der Zool. Anstalt weiter aufgezogen. Bei den adulten Exemplaren dieser drei Arten handelt es sich grösstenteils um unmittelbar im Freien gefangene oder abgeschossene Vögel.

Die Embryonen und die mit Chloroform getöteten Jungvögel wurden in 10%igem Formol fixiert und in 5%igem Formol konserviert. Bei den Postembryonalstadien und den adulten Tieren ermittelte ich das Totalgewicht jeweils vor, bei den Embryonen nach der Fixierung. Für die Organe der Hühnchenembryonen wurden ausnahmsweise die Frischgewichte bestimmt.

Folgende Organe wurden zur Gewichtsbestimmung entnommen: 1. Darmtractus (vom Beginn des Ösophagus bis zur Kloake); 2. Leber; 3. Nieren (unter Entfernung der Blutgefässe); 4. Herz (unter Abtrennung der grossen Gefässe an deren Austrittsstelle und Entfernung des Pericards); 5. Lungen (ohne Hauptbronchien); 6. Gehirn (unter Abtrennung der Hirnnerven an ihrer Austrittsstelle und — bei den pe-Stadien — Entfernung der Hirnhäute); 7. Augen (unter Entfernung von Bindegewebe, Muskeln und Nerven). Der Darmtractus wurde vor dem Wiegen von Mesenterium, Fett und Blutgefässen befreit und Magen- (Kropf-) und Darminhalt durch Ausspülen entfernt. Ebenso wurde geronnenes Blut aus den einzelnen Organen entfernt und die Lungen durch Auspressen nach Möglichkeit von der in ihnen enthaltenen Konservierungsflüssigkeit befreit. Bei den übrigen Organen beseitigte ich die der Oberfläche anhaftende Flüssigkeit durch Abtupfen mit Fliesspapier.

Zur Bestimmung der Organgewichte benützte ich eine Analysenwaage (Empfindlichkeit 1 10 mg). Nach dem Wiegen wurden die Organe der embryonalen und früh postembryonalen Stadien im Thermostat bei ca. 100 ° C mehrere Tage lang getrocknet (bis zum Konstantbleiben ihres Gewichtes). Ebenso wurde mit der vor der Sektion total abpräparierten Körper- und Federhaut (ohne Hornbildung von Schnabel und Füssen) verfahren und ihr Trockengewicht bestimmt. — An Hand von ergänzendem Zahlenmaterial aus früher in der Zoologischen Anstalt Basel durchgeführten Wägungen konnte vor allem auch das postembryonale Organwachstums des Stars behandelt werden. Die Zahlen für die embryonalen und postembryonalen Organgewichte des Haushuhns sind zum grössten Teil der Literatur entnommen.

Zur Auswertung der ermittelten Gewichte wurden die Organe in drei Gruppen eingeteilt: 1. Stoffwechselorgane (Darmtractus, Leber, Niere); 2. Kreislauf- und Atmungsorgane (Herz, Lunge); 3. Organe des Nervensystems (Hirn, Augen). Diese Gliederung ergibt sich in grossen Zügen aus der verschiedenen funktionellen Bedeutung der untersuchten Organe: Aufbau, Betrieb und Orientierung. — Parallel zum Wachstum der Organe wurde die embryonale und postembryonale Gewichtsentwicklung des Gesamtkörpers verfolgt.

Alle Berechnungen und graphischen Darstellungen basieren auf den aus den Einzelwägungen der jeweiligen Stadien berechneten Mittelwerten. Ausnahmsweise (z.B. beim embryonalen Wachstum der Stockente) wurden die Mittelwerte aus den Gewichten von jeweils 2—3 Tage umfassenden Altersgruppen berechnet. — Für die graphische Darstellung des Wachstums als Funktion der Zeit wurde die halblogarithmische Form gewählt und dabei im allgemeinen für die spätere Postembryonalzeit der Abszissenmassstab verkleinert.

Der Darstellung des Organwachstums in Beziehung zum Körperwachstum liegt das Gesetz der einfachen Allometrie nach Huxley (1924) zugrunde, ausgedrückt durch

die Formel: $y = b\,x^{\alpha}$. Danach steht die Wachstumsgeschwindigkeit eines Organs y zu derjenigen des Gesamtkörpers x in einem konstanten Verhältnis. (Die Konstante b stellt den Wert y dar, wenn $x = 1$ ist.) Bei der Auftragung der Organgewichte als Funktion der Körpergewichte im doppelt logarithmischen Koordinatensystem liegen die Werte approximativ auf Geraden, aus deren Anstieg jeweils die Wachstumskonstante α für einen bestimmten Zeitabschnitt abgelesen werden kann. (α = tang des Neigungswinkels der Geraden.) Ist dieser Wert 1, der Neigungswinkel also 45°, dann handelt es sich um isometrisches Wachstum, d.h. gleiche Wachstumsgeschwindigkeit bei Organ und Körper. Positive Allometrie (grössere Wachstumsgeschwindigkeit des Organs im Vergleich zum Körper) liegt vor bei $\alpha > 1$, negative Allometrie (geringere Wachstumsgeschwindigkeit des Organs) bei $\alpha < 1$.

Als Mass für den relativen Wachstumsertrag während der Postembryonalzeit dient der postembryonale Vermehrungsfaktor, d.h. der Quotient aus Adultgewicht und Schlüpfgewicht des Körpers oder eines Organs. Schliesslich gibt der relative Vermehrungsfaktor (Quotient aus dem postembryonalen Vermehrungsfaktor eines Organs und demjenigen des Gesamtkörpers) an, um wievielmal mehr oder weniger als der Körper sich das betreffende Organ vom Schlüpf- bis zum Adultzustand vermehren muss. — Die für die Organe ermittelten Trockengewichte wurden jeweils in % ihres Fixierungsgewichtes (bzw. des Frischgewichtes bei unseren Hühnerembryonen) ausgedrückt und diese relativen Werte in Anlehnung an andere Autoren als „Trockensubstanzgehalt" bezeichnet. Die Prozentwerte für das Trockengewicht des Integuments sind auf das Gesamtkörpergewicht (Frischgewicht) des betreffenden Stadiums bezogen.

I. DAS EMBRYONALE UND POSTEMBRYONALE ORGANWACHSTUM BEI NESTFLÜCHTERN

A. Stockente (*Anas platyrhynchos*)

Die Stockente (Brutzeit: 28 Tage) ist ein Beispiel für einen früh selbständigen Nestflüchter mit verzögerter Ausbildung der Flugfedern. Die relativ niedrige Vermehrungszahl der Hemisphären (4,93, nach Portmann, 1947) weist auf den weit entwickelten Zustand des Jungvogels unmittelbar nach dem Schlüpfen.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 1)

Die drei Stoffwechselorgane sowie Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum vom 20. e-Tag an mehr oder weniger stark. — Das Hirn weist um den 8. -10. Bruttag von allen Organen das höchste Gewicht auf und behält diesen Rang bis zum Schlüpftag bei. Die Augen wachsen vom 18 .e-Tag an auffallend langsam.

Der Gesamtkörper wächst ähnlich wie das Herz und zeigt ebenfalls nach dem 20. e-Tag eine leichte Verlangsamung seines Wachstums.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 1)

Unter den Stoffwechselorganen ist der Darm zwischen dem 1. und 4./5. pe-Tag durch besonders rasches Wachstum gekennzeichnet. Nach dem 20. Tag wachsen alle drei Organe nur noch langsam weiter und erreichen mit 30 Tagen etwa ihren Adultgewichten entsprechende Werte. Die höchsten Postembryonalgewichte weisen Darm und Niere mit 60, die Leber mit 100 Tagen auf. — Herz und Lunge zeigen zunächst ähnliche Gewichtswerte; um den 10. Tag steigt das Gewicht der Lunge sprunghaft an. Seinen Adultwert erreicht das Herz mit 60, die Lunge hingegen schon mit 40 Tagen. Um den 100. Tag sind beide Organe etwas schwerer als die jeweiligen durchschnittlichen Adultgewichte. — Hirn und Augen fallen durch ihr langsames postembryonales Wachstum auf, das bei diesen Organen mit 60 bzw. mit etwa 100 Tagen beendet ist.

Der Gesamtkörper erreicht am 60. Tag seinen Adultwert. Nach diesem Zeitpunkt erfolgt wieder eine Gewichtsabnahme, die, wie auch VESELOVSKY (1953) feststellt, bei der Stockente mit dem starken Endwachstum der Schwungfedern und dem damit verbundenen erhöhten Grundumsatz in Zusammenhang gebracht werden kann. Mit 100 Tagen ist nach unseren Werten das Körpergewicht wieder auf 1200 g angestiegen.

TABELLE 2.

Postembryonales Organwachstum der Stockente: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	31	25	18,5	14,15	20,4	22	4,05	4,6
Relative Verm. Fakt.	—	0,81	0,6	0,46	0,66	0,71	0,13	0,15

Die postembryonalen Vermehrungsfaktoren geben an, um welches Vielfache das Schlüpfgewicht eines Organs oder des Gesamtkörpers bis zum Adultzustand vermehrt wird. — Die Sonderstellung der beiden Organe, die das Nervensystem repräsentieren, wird aus Tab. 2 ersichtlich: Am Schlüpftag haben Hirn und Augen schon 22—25% ihrer Adultgewichte erreicht, während die Organe der beiden anderen Gruppen ihre Gewichte noch 14—25mal vermehren müssen. — Wie die relativen Vermehrungsfaktoren (s. S. 1476) zeigen, haben die einzelnen Organe nur einen Bruchteil des postembryonalen Körperwachstums zu leisten.

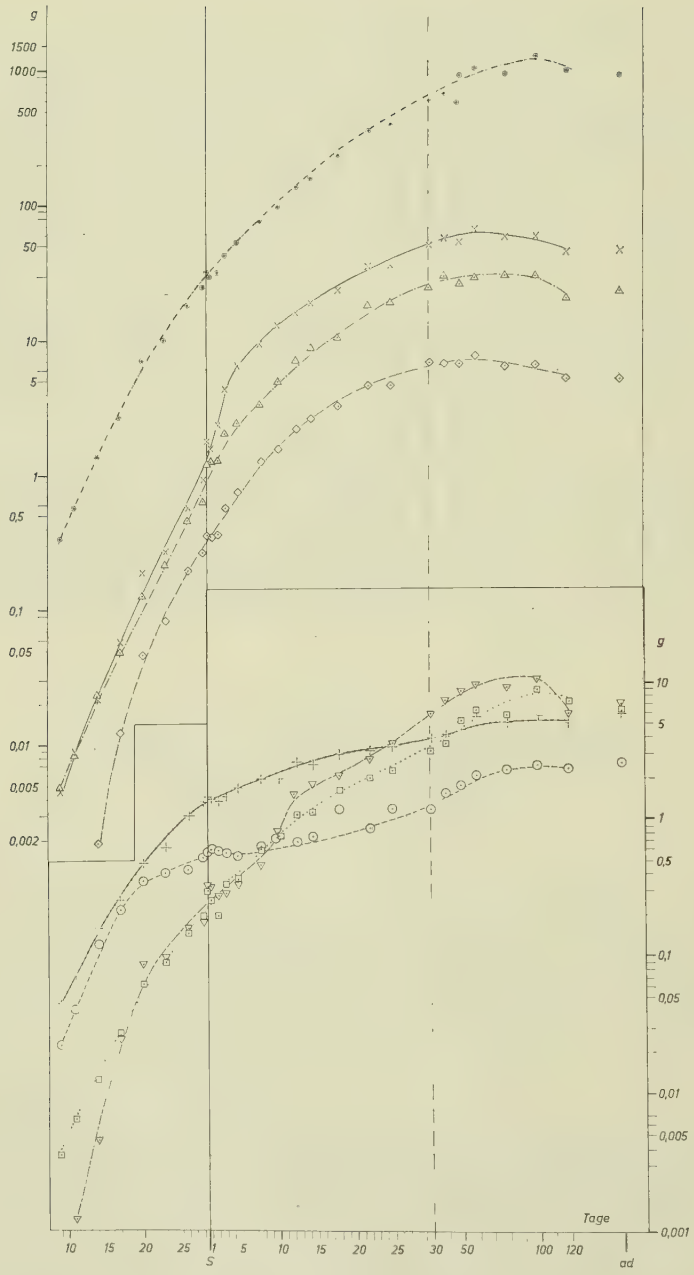

Abb. 1.

Anas platyrhynchos. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 2).

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum

Aus der doppelt logarithmischen Darstellung von Abbildung 2 wurden die Wachstumskonstanten (α) graphisch ermittelt und für die verschiedenen Organe nach Wachstumsabschnitten in Tabelle 3 zusammengestellt.

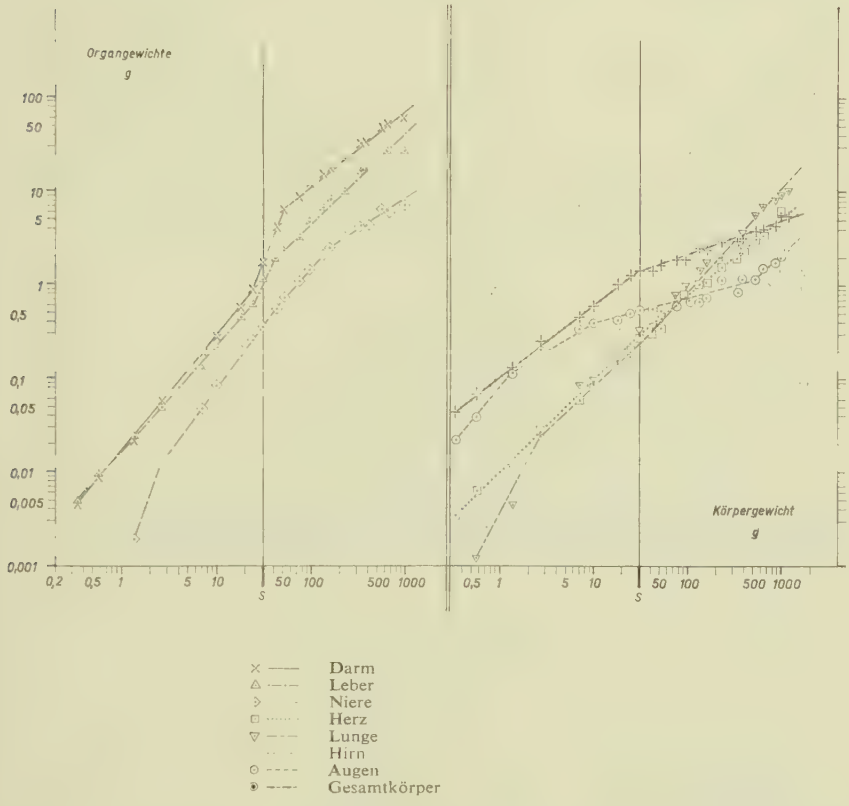

Abb. 2.

Anas platyrhynchos. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

Während die Stoffwechselorgane wie auch Herz und Lunge stets mit grösserer, gleicher oder kaum geringerer Geschwindigkeit wie der Gesamtkörper wachsen, trifft dies für das Hirn nicht zu: Seine embryonale negative Allometrie verstärkt sich mit dem Schlüpftag noch. Die Augen zeigen zwischen dem 13./14. e-Tag und dem 30. pe-Tag stark negativ allometrisches Wachstum.

TABELLE 3.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum der Stockente als Funktion ihres Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9—28 e	1,2	9—28 e	1,13	13/14—16/17 e	3,16
28 e—4/5 pe	2,53	28 e—3 pe	2,22	16/17 e—4/5 pe	1,4
4/5—40 pe	0,8	3—40 pe	1,0	4/5—14/15 pe	1,07
				14/15—60 pe	0,7

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9 e—S	1,0	11—16/17 e	1,91
S—60 pe	0,8	16/17 e—3 pe	0,96
		3—100 pe	1,09

HIRN		AUGEN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9 e—S	0,77	9—13/14 e	1,2
S—100 pe	0,36	13/14—22/23 e	0,57
		22/23 e—30 pe	0,28
		30—100 pe	0,94

d). Relative Organgewichte

In Abbildung 3 werden die relativen Organgewichte, d.h. die Prozentanteile der Organgewichte am jeweiligen Gesamtkörpergewicht, während der beiden Entwicklungsperioden verglichen. Bei dieser Darstellung wählten wir das Herz als Basis, da sich sein relatives Gewicht über die ganze Entwicklungszeit von allen Organen am wenigsten verändert. Lediglich die Lunge überschreitet wie das Herz 1% des Körpergewichtes selten und dann nur unwesentlich. — Vor allem das relative Darmgewicht steigt in den ersten Postembryonaltagen stark an (Höchstwert: 13%); bis zum 50. Tag vermindert es sich wieder auf ca. 6%. Das relative Lebergewicht erreicht, weniger schroff zunehmend, etwa 5,5% um den 15. pe-Tag und sinkt allmählich wieder auf 2% am 100. Tag ab. — Hirn

und Augen verhalten sich umgekehrt wie Leber und Darm: Am Anfang der beobachteten Embryonalperiode zeigen ihre Gewichte mit 13,3% bzw. 8,8% jeweils den höchsten Anteil am Totalgewicht, der dann bis etwa zum 50. pe-Tag allmählich auf ca. 0,5% bzw. 0,2% absinkt.

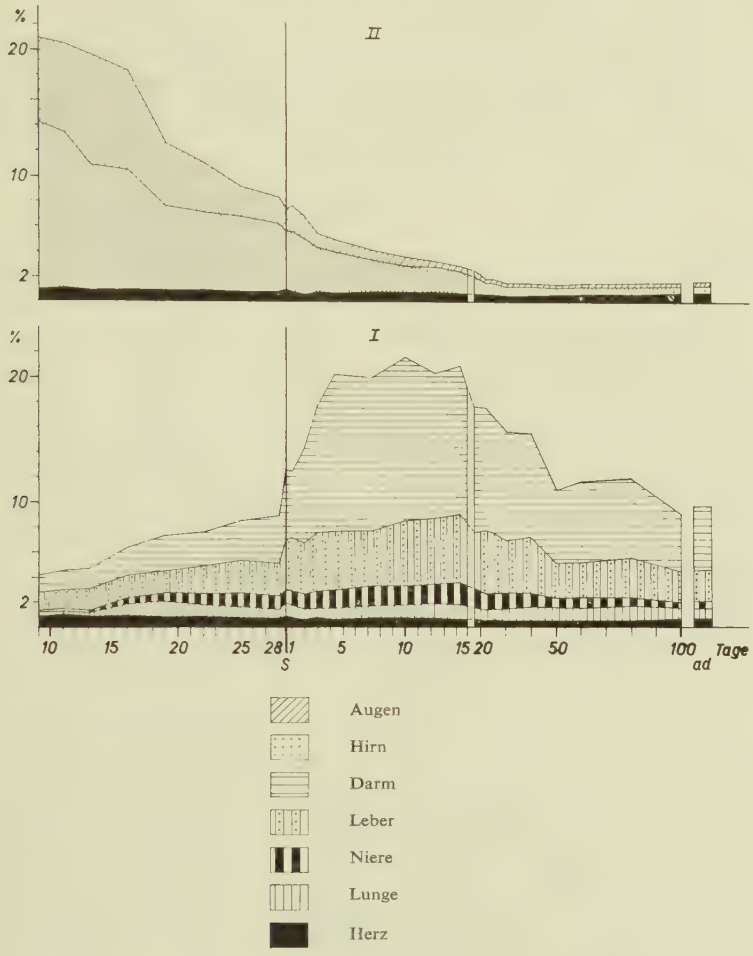

Abb. 3.

Anas platyrhynchos. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der Embryonalzeit (Abb. 4)

Bei allen Organen fällt der Anstieg des Trockensubstanzwertes bis zum 28. e-Tag auf, der sich bei den Stoffwechselorganen, bei Lunge und Hirn auf den Schlüpfmoment hin noch stärker fortsetzt.

Um die relative Zunahme des Integuments während der Embryonalzeit verfolgen zu können, wurde sein Trockengewicht in % des jeweiligen Gesamt

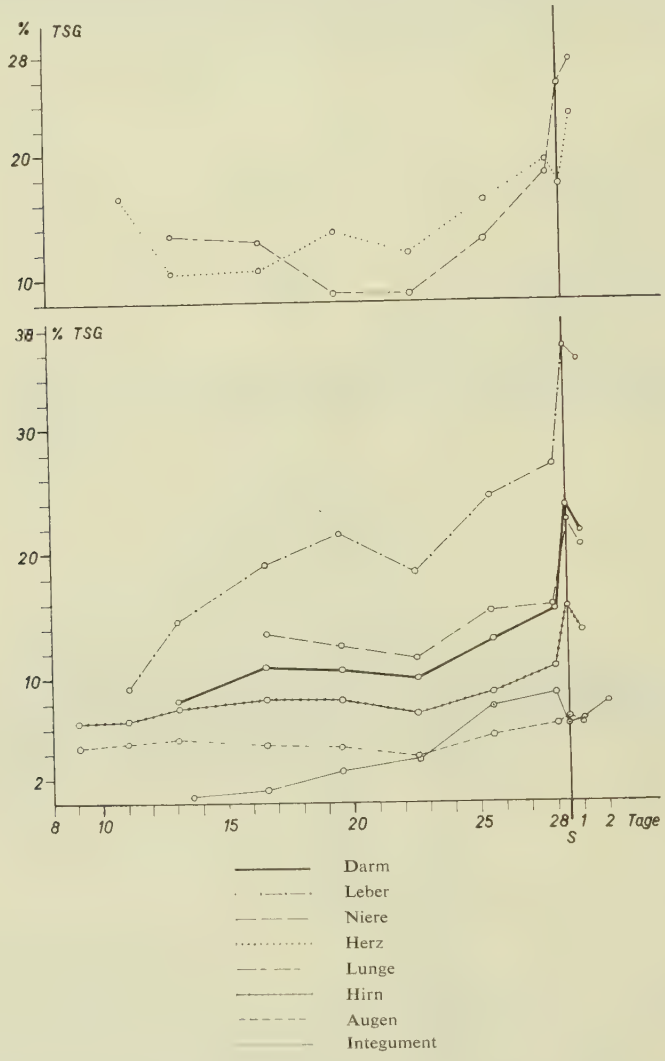

Abb. 4.

Anas platyrhynchos. Der embryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

körpergewichtes (Frischgewicht) berechnet. Vom 12.—15. e-Tag bis zum 28. e-Tag vermehrt sich dieses relative Trockengewicht beträchtlich, d.h. von 0,6% auf 8,7%. Um den Schlüpftag geht sein Wert zurück, erhöht sich nach dem 1 pe-Tag aber wieder.

B. HAUSHUHN *(Gallus domesticus)*

Da das Huhn eines der am häufigsten benützten Objekte für Entwicklungsstudien ist, wurde auch sein Körper- und Organwachstum schon mehrfach untersucht. Wir haben deshalb nur in beschränktem Umfang eigene Gewichtsanalysen durchgeführt und geben hier vor allem einen Überblick über die Resultate einiger anderer Autoren.

Als Vertreter der *Phasianidae* ist *Gallus domesticus* ein rangniedriger Nestflüchter (Brutzeit: 21 Tage), dessen Flugfähigkeit sich lange vor dem Erreichen des definitiven Körpergewichtes entwickelt. Die Hemisphären-Vermehrungszahl des Haushuhns stimmt mit 4,86 (nach SUTTER, 1943) nahezu mit derjenigen der Stockente überein.

a) Das embryonale Wachstum (Abb. 5)

Die Stoffwechselorgane sowie Herz und Lunge sind bis zum 10. e-Tag durch besonders rasches Wachstum gekennzeichnet; um den 14./15. e-Tag verlangsamt es sich im allgemeinen. — Hirn und Augen weisen am 7. e-Tag weitaus höhere Gewichte auf als alle übrigen Organe. Bereits am 10./11. Tag beginnt das Hirn langsamer zu wachsen (nach den Werten von KAUFMAN, 1930, DUYFF, 1939, und SUTTER, 1943, wie auch nach unseren eigenen Analysen) und nimmt vom 18. e-Tag an nach allen Autoren nur noch wenig zu. Die Augen zeigen nach unseren und den Werten von SCHMALHAUSEN (1927) besonders vom 10. Tag an ein sehr langsames Wachstum.

Der Gesamtkörper verlangsamt nach unseren Beobachtungen sein embryonales Wachstum nach dem 13. und nach dem 17. Tag. SCHMALHAUSEN (1926, 1927) und DUYFF (1939) stellten am 14. bzw. 15./16. e-Tag ebenfalls eine Abnahme seiner Wachstumsintensität fest.

b) Das postembryonale Wachstum (Abb. 5)

Unter den Stoffwechselorganen wachsen Darmtractus und Leber zunächst etwas schneller als die Niere. Die beiden ersten Organe gehen um den 90. Tag zu langsamerem Wachstum über, die Niere bereits am 70. Tag. Vom 190. Tag an ist keine nennenswerte Zunahme mehr festzustellen. – Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum nach dem 20. Tag und später nach dem 70. bzw. 110. Tag noch stärker, wachsen aber bis etwa zum 200. Tag noch gleichmässig weiter. — Hirn und Augen wachsen im Vergleich zu den übrigen Organen auffallend langsam und nehmen nach dem 190. Tag kaum mehr an Gewicht zu.

MITCHELL et al. (1926) untersuchten das postembryonale Organwachstum des Haushuhns bei der Rasse „White Plymouth Rock Chickens" und fanden ähnliche Verhältnisse wie LATIMER (1924): Die Stoffwechselorgane beginnen bereits nach dem 50. pe-Tag langsamer zu wachsen und zeigen nach dem 200. Tag nur noch eine geringe

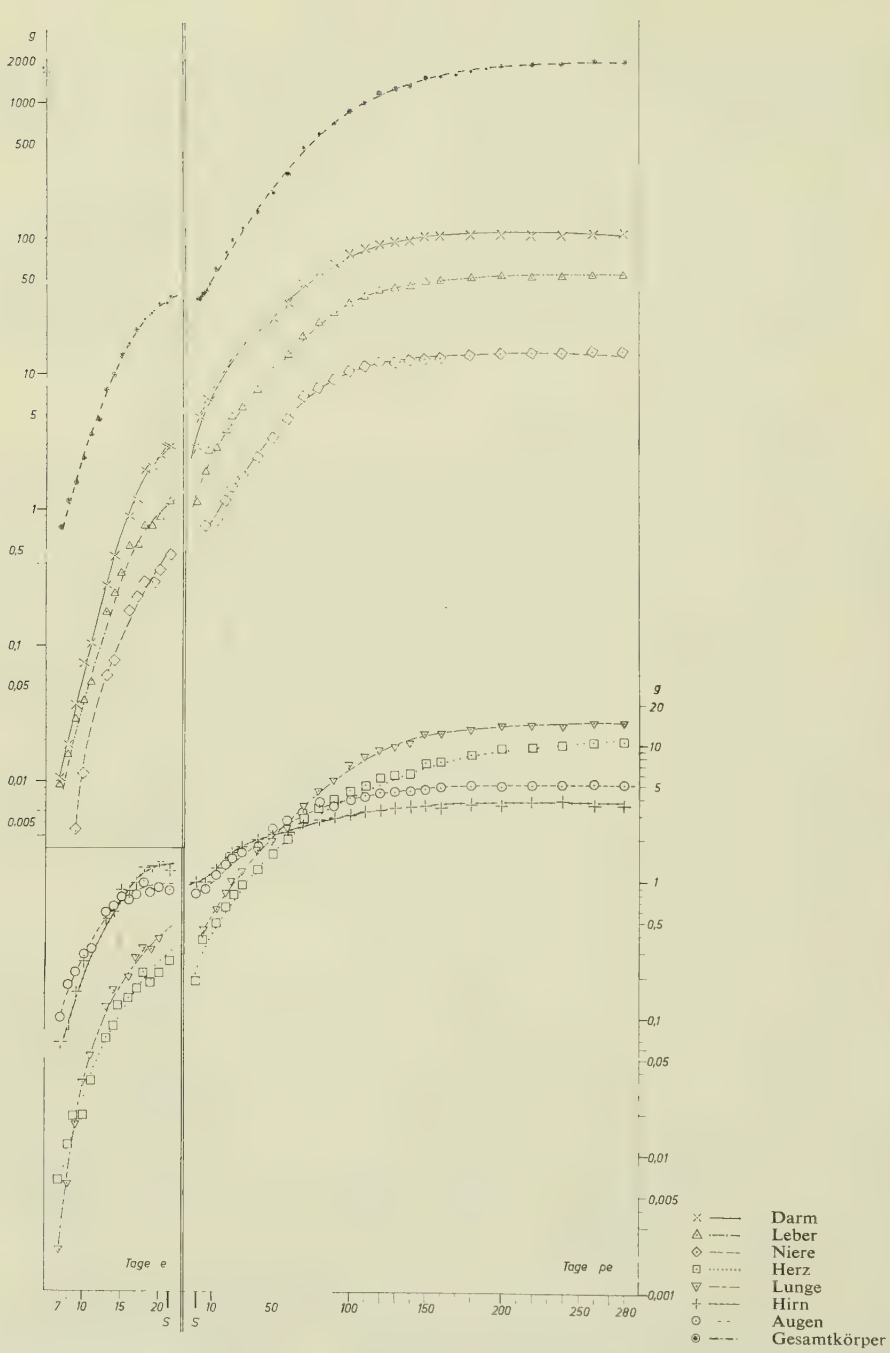

Abb. 5.

Gallus domesticus. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum. a. Embryonaler Abschnitt: nach eigenen Werten; b. postembryonaler Abschnitt: nach Werten von Latimer, 1924 („Single Comb White Leghorn"). — (Abszissenmassstab verkürzt.)

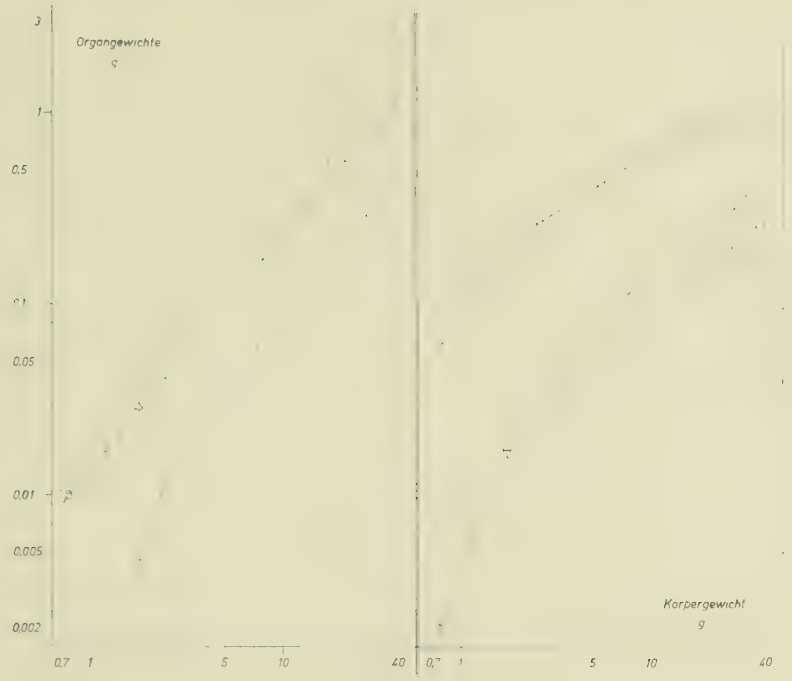

Abb. 6 a.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach eigenen Werten). (Zeichenerklärung s. Abb. 7.)

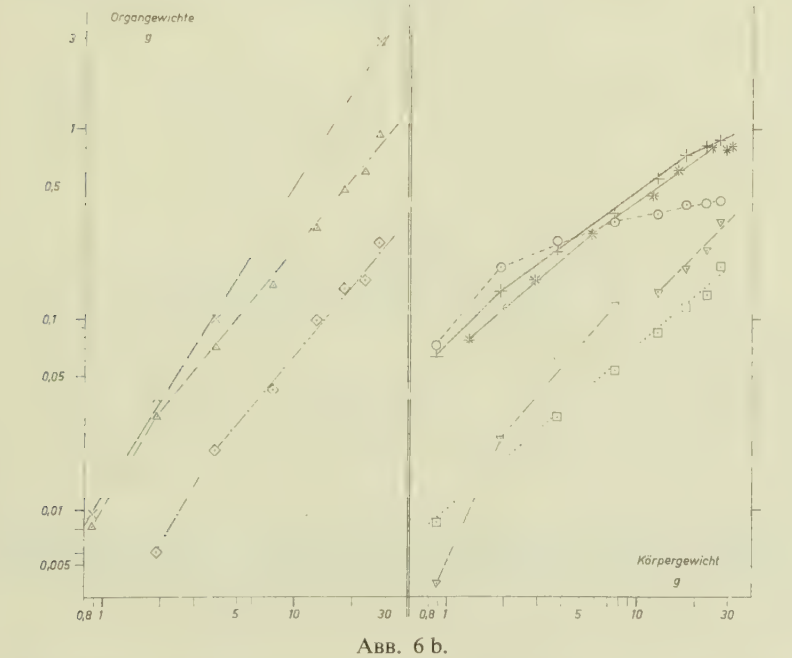

Abb. 6 b.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von Kaufman, 1930, und Sutter, 1943).
(In Abb. 6 b und 6 c ist das Augenwachstum nur für 1 Auge berücksichtigt.)

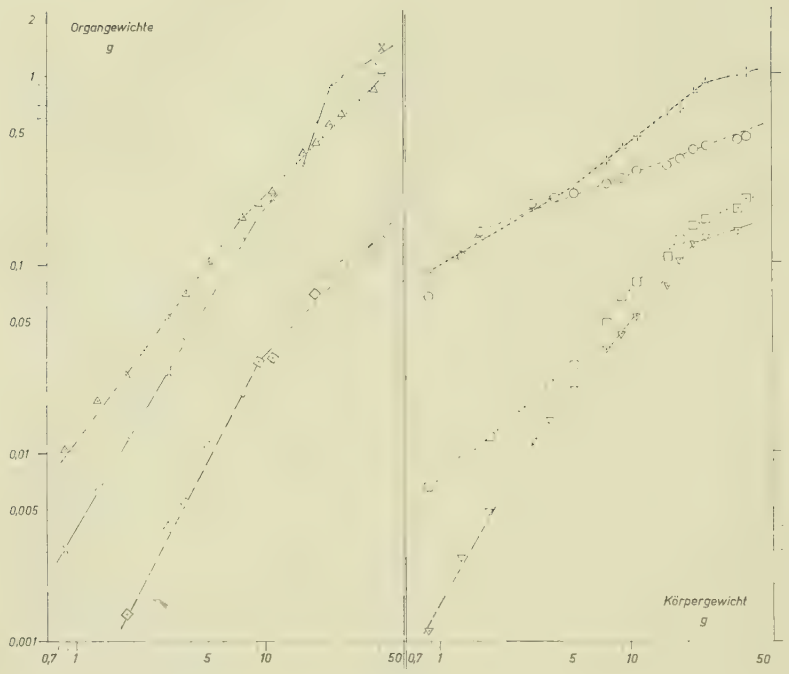

Abb. 6 c.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von Schmalhausen, 1927).
(Hier ist anstelle des Darmwachstums nur das Wachstum des Magens berücksichtigt.)

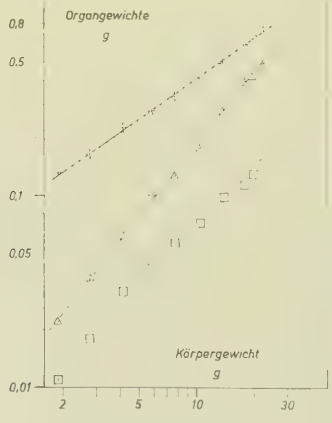

Abb. 6 d.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von Duyff, 1939).

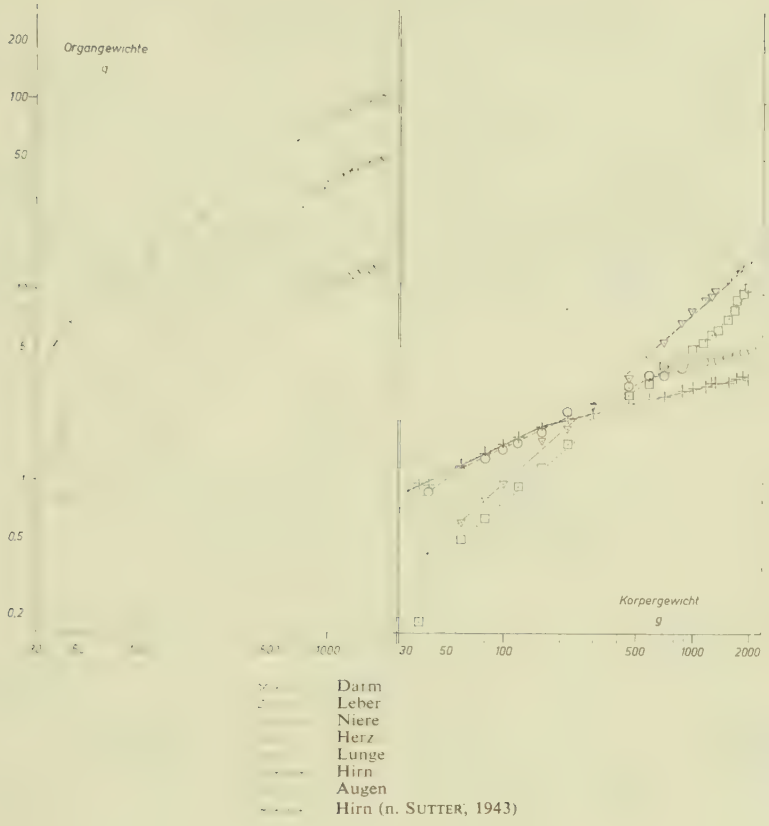

ABB. 7.

Gallus domesticus. Postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von LATIMER, 1924).

TABELLE 4.

Postembryonales Organwachstum des Haushuhns: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis 280 Tage; nach Werten von Latimer, 1924)

	Gesamt-gewicht	Darm-tract.	Leber	Niere	Herz	Lunge (+ Trachea)	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	53,6	37	46,5	70	52	33,6 (5.—280. Tg.)	3,57	6,36
Relative Verm. Fakt.	—	0,69	0,87	1,92	0,97	0,625	0,066	0,12

Gewichtszunahme. Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum um den 70.—80. bzw. 100. Tag, wachsen dann aber noch gleichmässig weiter.

Das Wachstum des Gesamtkörpers wird vom 70. Tag an langsamer. Nach dem 200. Tag ist nur noch eine geringe Gewichtszunahme zu beobachten.

Im Gegensatz zu den übrigen Organen sind Hirn und Augen am Schlüpftag mit 28% bzw. 16% ihres Gewichtes vom 280. pe-Tag schon weit entwickelt. Die relativen Vermehrungsfaktoren beider Organe machen auch ihre geringe postembryonale Wachstumsleistung gegenüber derjenigen des Gesamtkörpers deutlich (Tab. 4).

TABELLE 5.

Das embryonale Organwachstum des Haushuhns als Funktion seines Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graph. ermittelt)

a). nach eigenen Werten:

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—S	1,43	7—S	1,22	9—10 10—S	3,0 1,35

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—S	1,07	7—10 10—14 16—S	2,38 1,06 1,1

HIRN		AUGEN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—10 10—S	1,24 0,64	7—8 8—15 15—S	1,3 0,59 0,24

b). nach Werten von KAUFMAN *(1930):*

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—21	1,58	7—9 9—21	1,7 1,24	7—11 11—21	1,75 1,2

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—21	0,85	7—9 9—13 15—21	2,2 1,15 1,0

HIRN (n. KAUFMAN)		HIRN (n. SUTTER, 1943)		1 AUGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α		
7—9 9—17 17—21	0,97 0,71 0,45	8—12 12—18	0,88 0,7	7—9 9—13 13—21	1,18 0,41 0,22

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum

1. Embryonale Periode:

Als Grundlage einer vergleichenden Prüfung dienten uns hier die Gewichtsangaben verschiedener Autoren (Abb. 6a—d; Tab. 5a—d).

Der Darmtractus zeigt gleichmässig positiv allometrisches Wachstum, während der Magen allein nach Werten von SCHMALHAUSEN (1927) vier sehr verschiedenartige Allometrieabschnitte aufweist. Die Leber wächst isometrisch oder schwach positiv allometrisch, was auch für die Niere in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit gilt. — Das Herz zeigt nach unseren eigenen und den Werten von DUYFF (1939) etwa isometrisches und nach den Zahlen von KAUFMAN (1930) schwach negativ allometrisches Wachstum. Die Lunge wächst anfänglich stark positiv allometrisch und vom 9. bzw. 10. e-Tag an nahezu isometrisch (mit Ausnahme der Werte nach SCHMALHAUSEN) — Das Hirnwachstum verläuft in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit negativ allometrisch, und auch bei den Augen

c). nach SCHMALHAUSEN *(1927):*

MAGEN		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—14	1,66	7—13	1,33	9—14	1,91
14—16	1,12	13—21	1,0	14—21	1,03
16—18	2,75				
18—21	0,63				

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—12	0,81	7—10	1,75
12—14	1,4	10—18	1,22
14—18	1,0	18—20	0,33
18—21	0,47		

HIRN		1 AUGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—12	0,58	7—9	1,12
12—19	0,78	9—21	0,38
19—21	0,25		

d). nach DUYFF *(1939):*

LEBER		HERZ		HIRN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9—18	1,25	9—18	1,0	9—18	0,7

wird das zunächst schwach positiv allometrische oder nahezu isometrische Wachstum nach dem 8./9. e-Tag überall von stark negativer Allometrie abgelöst.

2. Postembryonale Periode:

Nach den Werten von LATIMER (1924) (Abb. 7; Tab. 6) zeigen die drei Stoffwechselorgane einen Hauptabschnitt schwach negativ allometrischen oder

TABELLE 6.

Das postembryonale Organwachstum des Haushuhns als Funktion seines Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)
Nach Werten von LATIMER *(1924):*

VERDAUUNGSTRACTUS		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
2—7	1,45	2—7	5,1	5/6—13/14	0,25
7—110	0,8	13/14—60	0,96	13/14—70	1,0
110—220	0,38	60—120	0,81	70—110	0,64
		120—220	0,5	110—220	0,34

HERZ		LUNGE	
Wachst. 'abschn.	α	Wachst. 'abschn.	α
S—4	8,8	5/6—260	0,9
4—13/14	0,53		
13/14—70	0,88		
70—140	0,63		
140—260	1,34		

HIRN		AUGEN	
Wachst. 'abschn.	α	Wachst. 'abschn.	α
S—40	0,49	S—13/14	0,7
40—260	0,26	13/14—80	0,485
		80—260	0,3

isometrischen Wachstums und in der späteren Postembryonalzeit stark negative Allometrie. Das Herz geht hingegen um den 140. Tag von negativer zu positiver Allometrie über, und die Lunge wächst nahezu isometrisch. — Hirn und Augen wachsen ausschliesslich negativ allometrisch; schon vom 40. Tag an verläuft das Hirnwachstum im Vergleich zum Körperwachstum auffallend langsam.

d). Relative Organgewichte (Abb. 8 und 9)

Die niedrigen Relativgewichte von Herz, Lunge und Niere verändern sich während beider Entwicklungsperioden nur wenig. Der Darm fällt besonders durch die starke embryonale Zunahme seines relativen Gewichtes auf. Auch

postembryonal steigt das Relativgewicht des Verdauungstractus (nach LATIMER) beträchtlich an und erreicht am 6. Tag ein Maximum von 18,5%; etwa vom 8. bis 20. pe-Tag wird der Wert von 13—14% beibehalten. Die Leber zeigt um den 7. pe-Tag ein Maximum ihres Relativgewichtes (6,2%) und vom 15. bis 50. Tag einen Wert von 4,8%. — Das relative Hirngewicht sinkt von etwa 8% bzw. 11% am 7. e-Tag auf ca. 3% am Schlüpftag ab. Die Augen zeigen am Schlüpf-

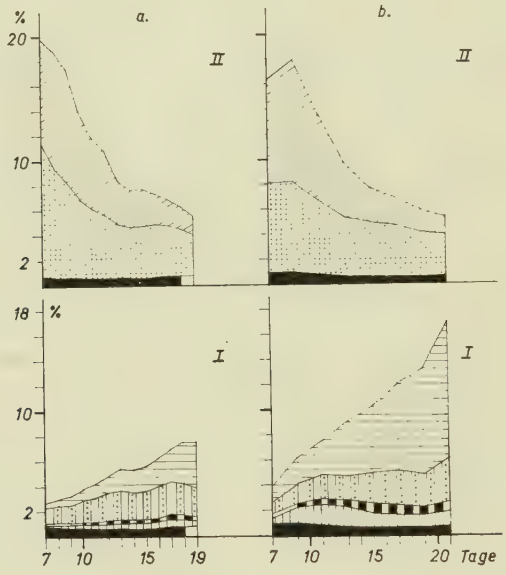

ABB. 8.

Gallus domesticus. Embryonale relative Organgewichte. a. Nach Werten von SCHMALHAUSEN, 1927; b. nach Werten von KAUFMAN, 1930. (In Abb. 8 a und b ist das Augenwachstum nur für 1 Auge, in Abb. 8 b anstelle des Darmwachstums nur das Wachstum des Magens berücksichtigt).

tag nur noch etwa 1/6 ihres Relativgewichtes vom 7. bzw. 9./10. e-Tag; postembryonal nimmt es von 2,3% auf 0,3% am 190. Tag ab.

e). Der Trockensubstanzgehalt einiger Organe (Abb. 10)

Nach den Untersuchungen von DUYFF (1939) steigt der Trockensubstanzgehalt der Leber zwischen dem 16. und 18. e-Tag besonders stark an und lässt dann bis zum 20. e-Tag und postembryonal nach 2 bzw. 5 Monaten kaum mehr Veränderungen erkennen. Das Herz zeigt vom 9. e-Tag an und auch postembryonal einen langsamen Anstieg seines Trockensubstanzgehaltes. Ähnlich verhält sich das Hirn, das aber bis zum 2. pe-Monat seine Trockensubstanz noch stärker vermehrt.

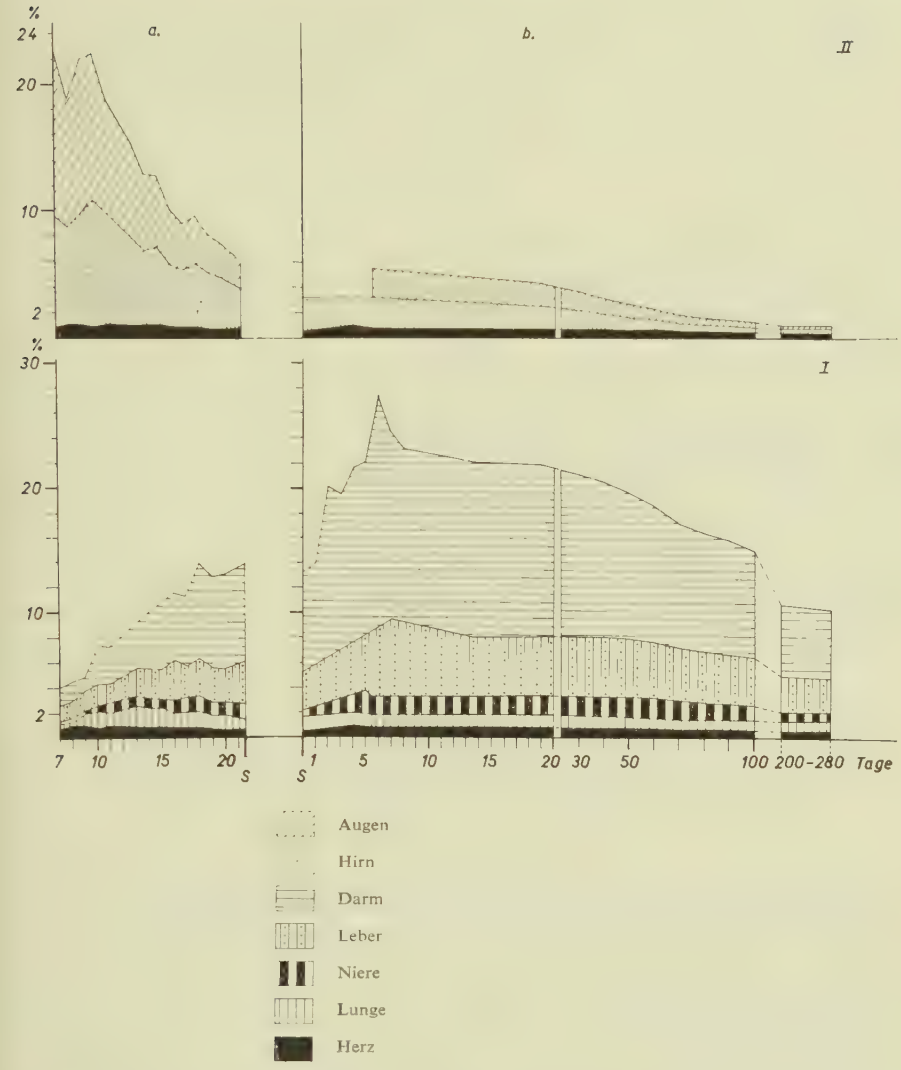

ABB. 9.

Gallus domesticus. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.
a. Nach eigenen Werten; b. nach Werten von LATIMER, 1924.

Der embryonale Trockensubstanzgehalt des Gesamtkörpers nimmt nach HAARDICK (1941) beim Hühnchen vom 13.—18. e-Tag von 8% auf 20% zu. Dann folgt ein Stillstand, bis kurz vor dem Schlüpfen der Prozentwert erneut ansteigt.

Das relative Trockengewicht des Integuments steigt nach unseren eigenen Beobachtungen bis zum 16. e-Tag auf 4,5% an und vermindert sich bis zum Schlüpftag wieder auf 3,2%.

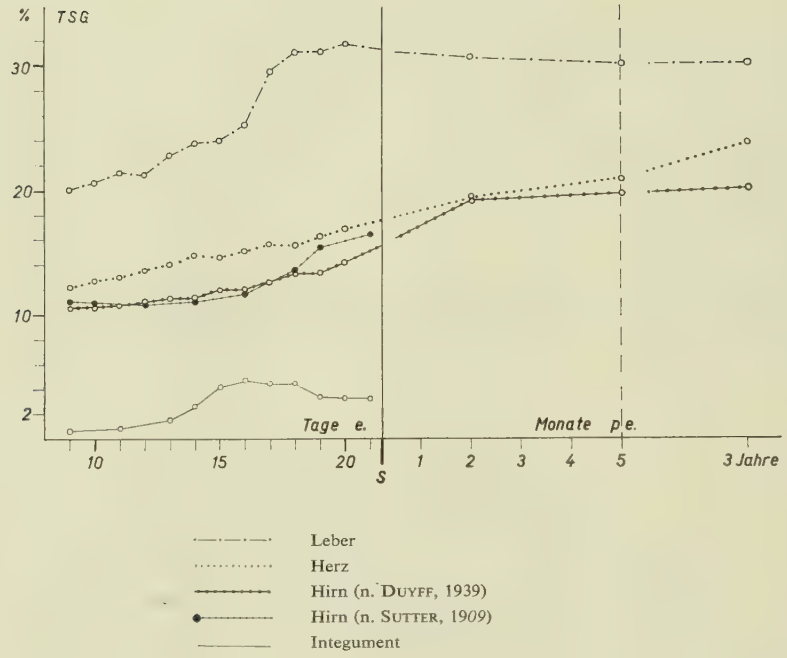

Abb. 10.

Gallus domesticus. Der embryonale und postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) einiger Organe (nach Duyff, 1939, und Sutter, 1943) und das embryonale relative Trockengewicht des Integuments (nach eigenen Werten).

II. DAS EMBRYONALE UND POSTEMBRYONALE ORGANWACHSTUM BEI NESTHOCKERN

A. Wellensittich *(Melopsittacus undulatus)*

Der Wellensittich (Brutzeit: 18 Tage; Nestlingszeit: 30—35 Tage) ist ein Vertreter einer hochentwickelten Vogelgruppe. Seine Jungen sind blinde Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid, deren Verdauungssystem früh funktionsfähig ist (Joos 1941, 1952), während Zentralnervensystem und Sinnesorgane relativ spät ausgestaltet werden (Vermehrungsfaktor der Hemisphären: 19,4).

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 11)

Die drei Stoffwechselorgane, vor allem die Niere, wachsen vom 15. e-Tag bis kurz vor dem Schlüpfmoment langsamer als in der früheren Embryonal-

zeit. Besonders auch das Herz zeigt diese Verlangsamung gegen den Schlüpftag hin. Dasselbe gilt für das Hirn, und die Augen stellen ihr Wachstum vom 16. e-Tag bis zum Schlüpftag sogar ein.

Auch der Gesamtkörper wächst vom 15. e-Tag an langsamer.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 11)

Die Stoffwechselorgane wachsen bis zum 4. pe-Tag besonders rasch. Nach dem folgenden langsameren Wachstum erreichen Darm und Niere bereits am 10. Tag ihre ersten postembryonalen Höchstgewichte. Die Leber weist hingegen erst am 20. pe-Tag ein Höchstgewicht auf und nimmt bis zum 50. Tag wieder bedeutend an Gewicht ab. — Bei Herz und Lunge ist das Wachstum nach dem Schlüpftag zunächst stark beschleunigt und verlangsamt sich am 10. pe-Tag. Postembryonale Höchstgewichte erreichen beide Organe um den 50. Tag. — Auch Hirn und Augen gehen am Schlüpftag nach der spätembryonalen Verzögerung wieder zu einem rascheren Wachstum über, das bei den Augen schon am 5. pe-Tag wieder auffallend langsam wird. Am 25. Tag haben beide Organe ihre den Gewichten vom 120. Tag entsprechenden Werte erreicht bzw. leicht überschritten.

Das Wachstum des Gesamtkörpers verlangsamt sich nach dem 10. pe-Tag beträchtlich. Am 25. Tag wird hier ebenfalls der Gewichtswert vom 120. Tag erreicht.

TABELLE 7.

Postembryonales Organwachstum des Wellensittichs: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis 120 Tage)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	24	10,6	20	8,75	30,5	19,3	9	4,1
Relative Verm. Fakt.	—	0,44	0,83	0,36	1,27	0,8	0,37	0,17

Im Verlauf von 120 Tagen hat das Herz von allen Organen relativ die grösste Menge an Substanz aufzubauen. Die Augen sind mit 25% ihres Adultgewichtes am Schlüpftag am weitesten fortgeschritten.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Abb. 12, Tab. 8)

Die Stoffwechselorgane zeigen embryonal durchwegs positive Allometrie, die sich auch postembryonal zunächst noch fortsetzt. Um den 3. bzw. 4. pe-Tag beginnen alle drei Organe negativ allometrisch zu wachsen. — Das Herz geht am

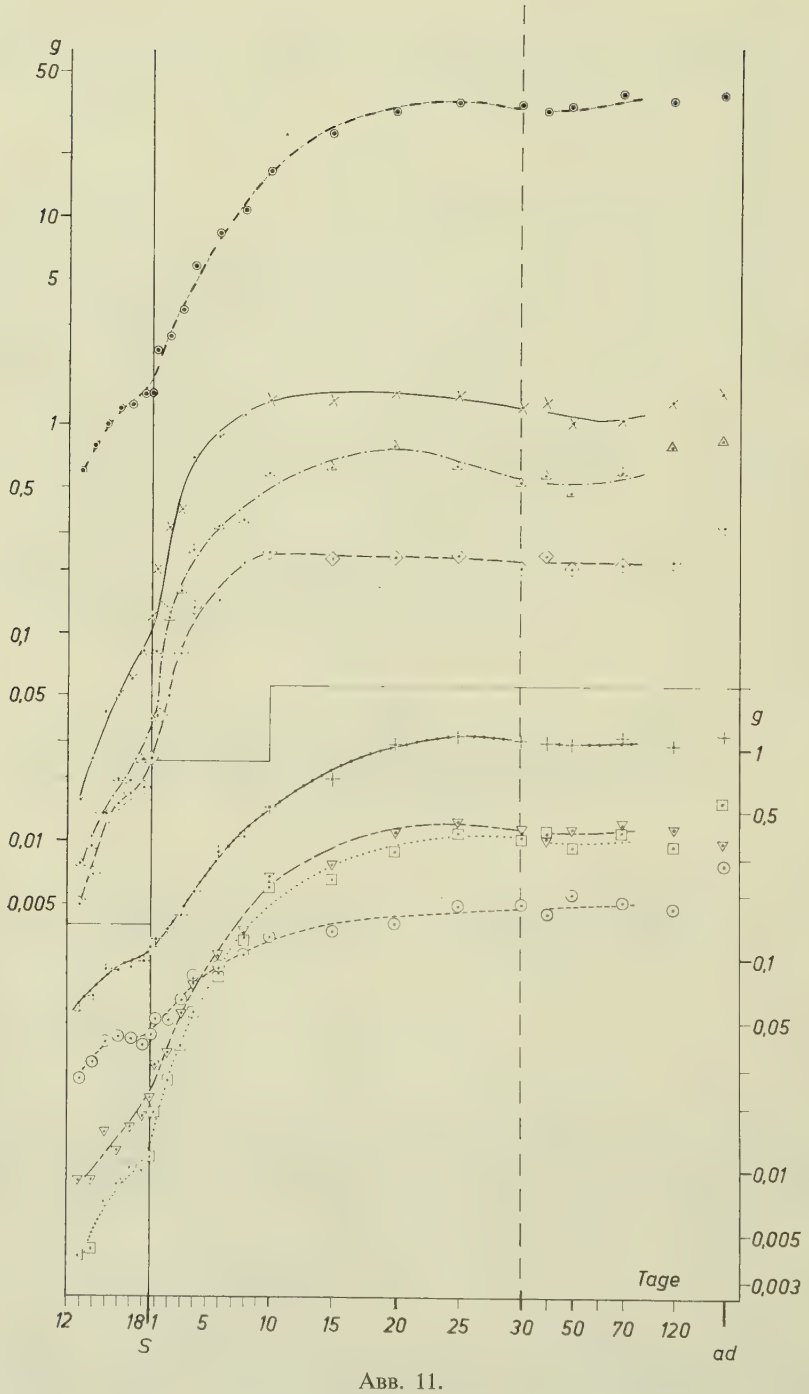

Abb. 11.

Melopsittacus undulatus. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 12).

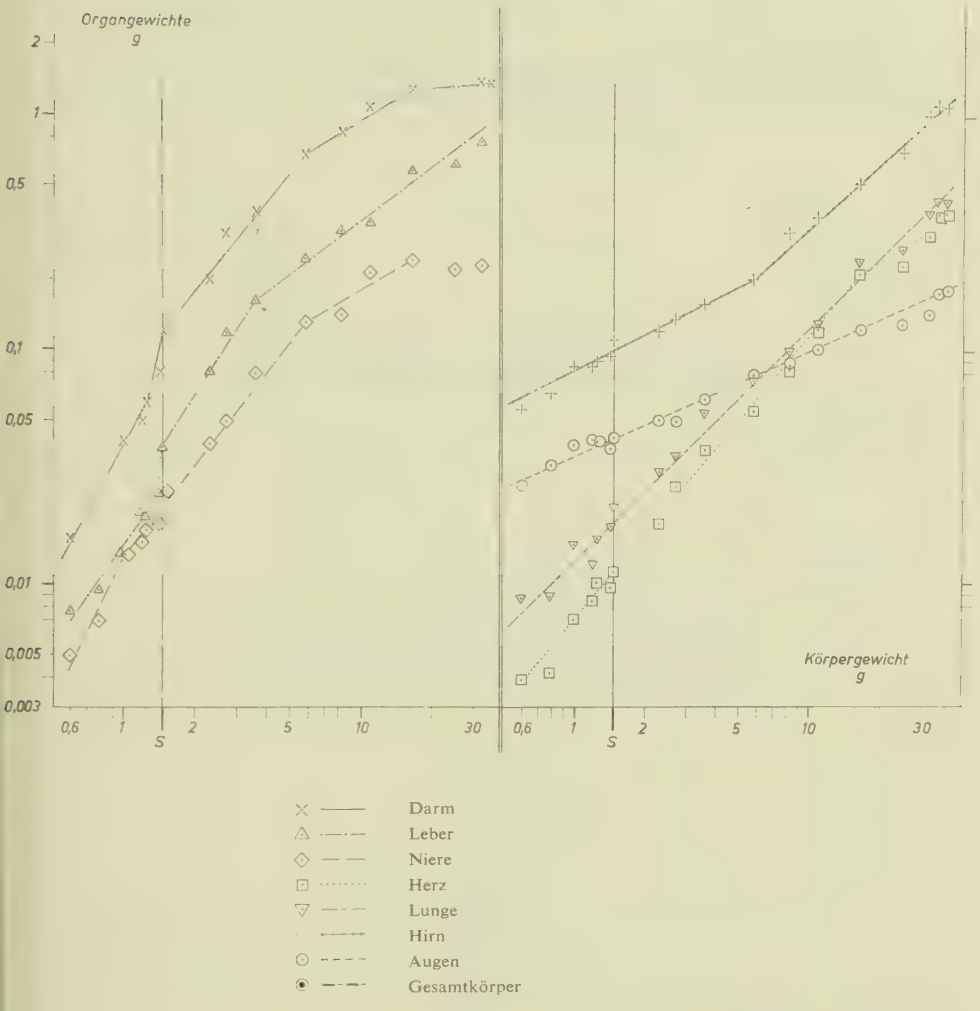

Abb. 12.

Melopsittacus undulatus. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

10. pe-Tag von schwach positiver zu negativer Allometrie über. Abgesehen von den täglichen Schwankungen, verläuft das Lungenwachstum embryonal und postembryonal bis zum 25. Tag im ganzen etwa isometrisch. — Das Hirn wächst bedeutend langsamer als der Körper und vom 4. pe-Tag an nahezu isometrisch. Die Augen zeigen hingegen immer stark negative Allometrie.

TABELLE 8.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum des Wellensittichs als Funktion seines Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstumsabschn. (Tg.)	α	Wachstumsabschn. (Tg.)	α	Wachstumsabschn. (Tg.)	α
13—17 e	1,85	13—18 e	1,45	13—15 e	2,1
17 e—S	4,62	S—3 pe	1,6	15 e—4 pe	1,31
S—4 pe	1,24	3—20 pe	0,75	4 pe—10 pe	0,59
4—10 pe	0,6				

HERZ		LUNGE	
Wachstumsabschn. (Tg.)	α	Wachstumsabschn. (Tg.)	α
13 e—10 pe	1,2	13 e—25 pe	1,0
10—25 pe	0,6		

HIRN		AUGEN	
Wachstumsabschn. (Tg.)	α	Wachstumsabschn. (Tg.)	α
13 e—4 pe	0,52	13 e—25 pe	0,46
4—25 pe	0,92		

d). Relative Organgewichte (Abb. 13)

Der Darm weist besonders in der frühen Postembryonalzeit einen hohen Anteil am Gesamtgewicht auf (Höchstwert: 11,9%) und vermindert sein Relativgewicht bis zum 25. pe-Tag wieder auf 3,9%. Das relative Lebergewicht erreicht am 3. pe-Tag ein Maximum von 4,6%, wie auch das relative Nierengewicht am 4. pe-Tag einen Höchstwert von 2,3% zeigt. Die Werte für Herz und Lunge schwanken nur zwischen 0,5% und 1,5%. — Hirn und Augen weisen zu Beginn der beobachteten Embryonalperiode ihre höchsten Relativgewichte (9,4% bzw. 4,4%) auf, die bis zum 10. pe-Tag beim Hirn auf 3,2% und bis zum 15. pe-Tag bei den Augen auf 0,5% absinken.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 14)

Der Darm vermindert seine Trockensubstanz auf den Schlüpftag hin besonders deutlich; postembryonal vermehrt sie sich zwischen dem 3. und

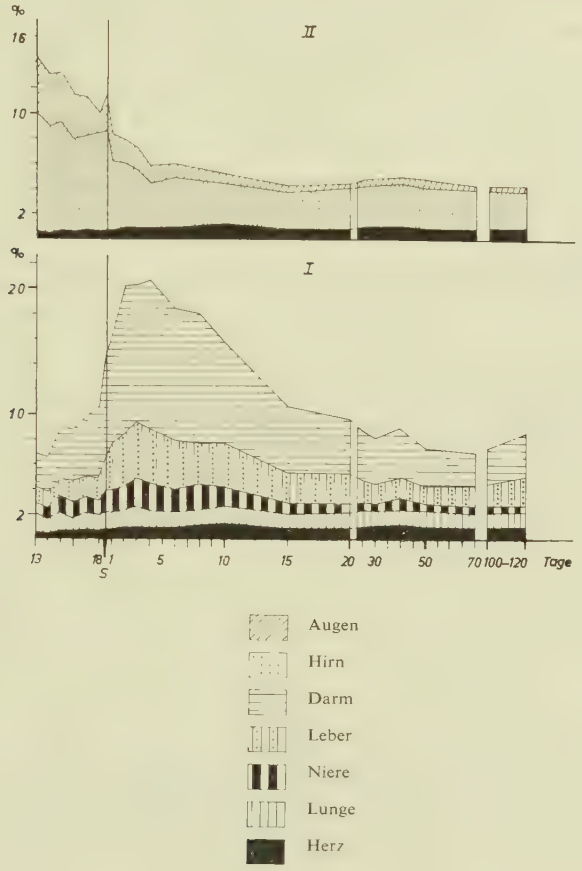

Abb. 13.

Melopsittacus undulatus. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

8. Tag beträchtlich. Nach vorhergehender Abnahme steigt der Trockensubstanzgehalt von Leber und Niere zwischen dem letzten e-Tag und dem 2. pe-Tag wieder an, und nach einigen Schwankungen weisen beide Organe am 10. pe-Tag erneut etwa die Werte vom 2. Tag auf. — Herz und Lunge vermehren ihren Trockensubstanzgehalt auf den Schlüpftag hin stark. Bis zum 8. pe-Tag steigt er bei der Lunge noch um 7% an. — Die Trockensubstanz von Hirn und Augen verändert sich vom 13. e-Tag bis zum 10. pe-Tag nur wenig. — Allen Organen

ist gemeinsam, dass der Trockensubstanzgehalt nach vorhergehender Verminderung am 3. (bzw. bei den Augen am 4.) pe-Tag wieder anzusteigen beginnt.

Das relative Trockengewicht des Integuments bleibt vom 13. e-Tag an etwa konstant, und zwischen dem 3. und 6. pe-Tag nimmt es nur um 1,5% zu·

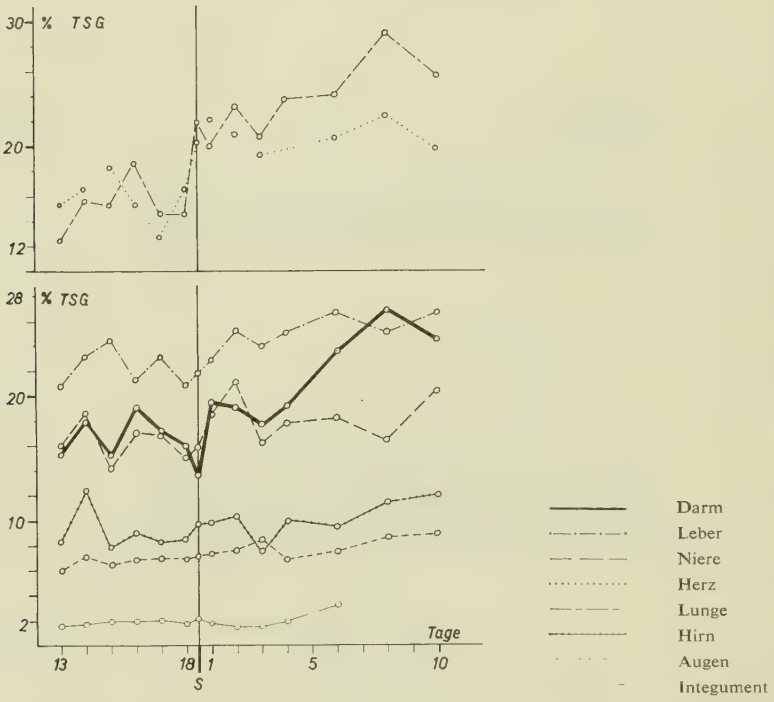

Abb. 14.

Melopsittacus undulatus. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

B. Alpensegler *(Apus melba)*

Der Alpensegler, ein Nesthocker mit der verhältnismässig langen Brutzeit von 20 Tagen, ist hinsichtlich seiner Ontogenese demselben evoluierten Typus wie der Wellensittich zuzuordnen (Portmann, 1935); jedoch weist er auch, wie Kocher (1948) feststellt, Merkmale rangniedriger Entwicklungstypen auf. Mit einem Hemisphären-Index von 3,67 (Portmann, 1947) nähert er sich dem niedrigen Cerebralisationsgrad der Hühnervögel. — Wir werden später noch auf die Bedeutung von *Apus* als Beispiel für die evolutive Präzedenz des Ontogenesetypus gegenüber der Cerebralisation zurückkommen.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 15)

Die Stoffwechselorgane zeigen vom 11. e-Tag bis zum Schlüpftag ein ziemlich gleichmässiges, rasches Wachstum, das bei allen drei Organen ähnlich verläuft. — Ebenfalls gleichmässig, aber wesentlich langsamer wachsen Herz und Lunge vom 14./15. Tag an. - Das Hirn, dessen Gewicht am 11. e-Tag die Gewichte aller anderen Organe weit übertrifft, und die Augen verlangsamen ihr Wachstum vom 16. Tag an.

Der Gesamtkörper wächst embryonal ähnlich rasch wie die Stoffwechselorgane.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 15)

Die Postembryonalstadien wählten wir in Anlehnung an die bereits früher von PORTMANN beim Alpensegler durchgeführten Gewichtsanalysen (veröffentlicht bei ARN, 1945), so dass auch diese Einzelwerte bei der Berechnung unserer Mittelwerte miteinbezogen werden konnten.

Bei allen drei Stoffwechselorganen nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit vom 5. pe-Tag an immer mehr ab. Am 26. Tag zeigen sie postembryonale Übergewichte. — Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum vom 5. bzw. 8. pe-Tag an. Sie erreichen um den 26. Tag postembryonale Höchstgewichte. — Beim Hirn wird das Wachstum vom 5. pe-Tag an langsamer, bei den Augen bereits am Schlüpftag. Bei den Organen fehlen postembryonale Über- bzw. Höchstgewichte. —

Der Gesamtkörper erhöht um den 33. Tag sein Gewicht etwas über den späteren Adultwert hinaus.

TABELLE 9.

Postembryonales Organwachstum des Alpenseglers: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	20,38	11,7	19,4	14,6	30,6	17,2	8,94	8,4
Relative Verm. Fakt.	—	0,57	0,95	0,72	1,5	0,84	0,44	0,41

Die verschiedenen Organe zeigen auffallend ähnliche Verhältnisse wie beim Wellensittich, mit Ausnahme von Niere und Augen, die beim Alpensegler am Schlüpftag in bezug auf ihr späteres Adultgewicht weniger weit fortgeschritten sind.

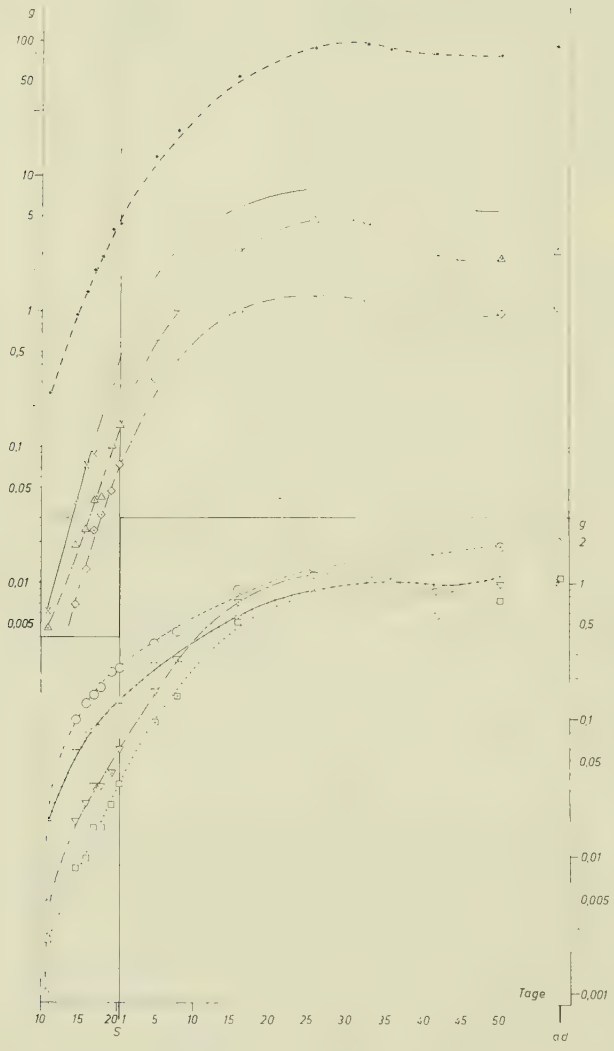

Abb. 15.

Apus melba. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 16).

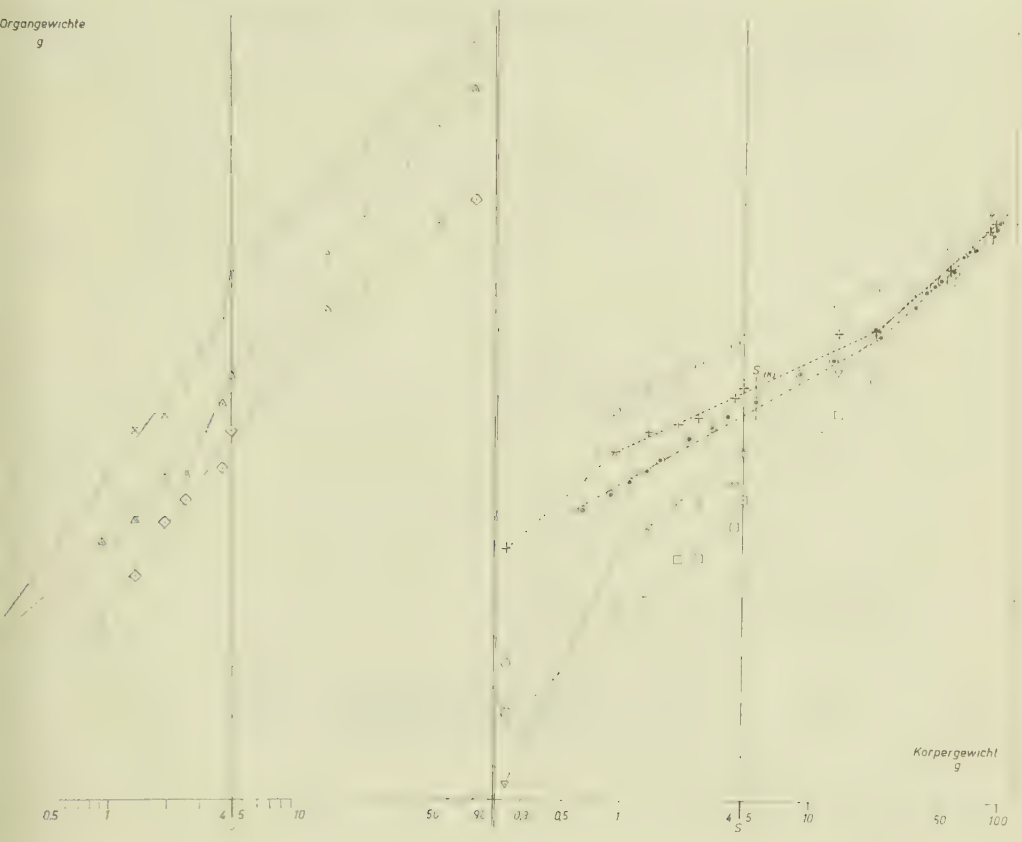

ABB. 16.

Apus melba. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Tab. 10; Abb. 16)

Darm und Niere weisen vom 11. bzw. 14./15. e-Tag an übereinstimmende Wachstumskonstanten (1,3) auf und gehen nach dem Schlüpftag bzw. dem 5. pe-Tag zu schwach negativ allometrischem Wachstum über. Die Leber zeigt hingegen bis zum 18. e-Tag schwach negative Allometrie und wächst vom Schlüpftag an schwach positiv allometrisch. — Herz und Lunge nähern sich sowohl embryonal (vom 11. bzw. 14./15. Tag an) wie postembryonal dem isometrischen Wachstum.

— Hirn und Augen wachsen vom 14./15. e-Tag an stark und vom 8. pe-Tag an schwächer negativ allometrisch.

TABELLE 10.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum des Alpenseglers als Funktion seines Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11—19/20 e	1,32	11—18 e	0,88	14/15 e—5 pe	1,36
S—26 pe	0,935	18 e—S	2,2	5—26 pe	0,765
		S—26 pe	1,2		

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—5 pe	0,91	11—14/15 e	2,06
5—26 pe	1,14	14/15 e—5 pe	0,8
		5—26 pe	1,03

HIRN		AUGEN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11—14/15 e	0,9	11—14/15 e	2,3
14/15 e—8 pe	0,45	14/15 e—S	0,53
8—33 pe	0,87	S—8 pe	0,37
		8—33 pe	0,75

Nach den Werten von KOCHER (1948) verläuft das Hirnwachstum als Funktion des Körperwachstums ähnlich wie nach unseren Ergebnissen. Bei unserer vereinfachten graphischen Darstellung wurden die leichten Schwankungen während grösserer Wachstumsabschnitte des Hirns nicht berücksichtigt; KOCHER fand hingegen aufgrund seiner genau konstruierten Allometriekurve für das embryonale Wachstum des Alpenseglerhirns vom 12. Tag an einen dreifachen Wechsel der Wachstumskonstanten (0,56—0,75).

d). Relative Organgewichte (Abb. 17)

Das relative Darmgewicht steigt um den Schlüpfmoment auf 11,7% an und vermindert sich während der ersten Postembryonalwochen nur wenig. Das

relative Lebergewicht nimmt hingegen erst postembryonal langsam zu (Höchstwert am 26. Tag: 5,4 %). Die Niere weist am 5. pe-Tag ein Maximum von 2,32 % auf. – Die niedrigen Relativgewichte von Herz und Lunge zeigen wenig Ver-

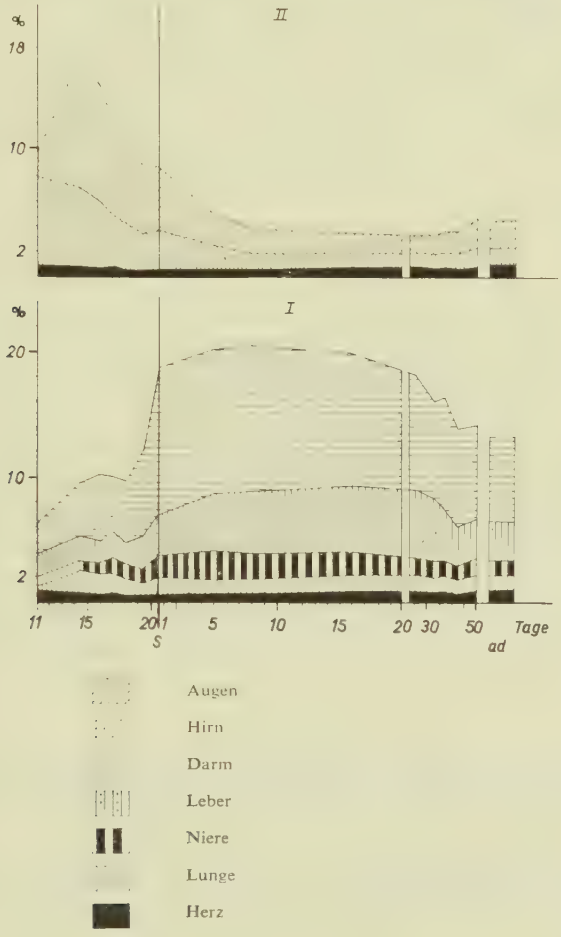

Abb. 17.

Apus melba. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

änderungen. — Die Relativgewichte von Hirn und Augen sinken von 7 % am 11. e-Tag bzw. 10,3 % am 14./15. e-Tag auf 1 % bzw. 1,6 % am 25. pe-Tag ab.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 18)

Der Trockensubstanzgehalt aller drei Stoffwechselorgane nimmt bis zum 17. e-Tag zu. Er verändert sich anschliessend bei Darm und Niere bis zum

Schlüpftag nur wenig und nimmt postembryonal erneut beträchtlich zu, während er bei der Leber in der späten Embryonalzeit und in den ersten 5 pe-Tagen abnimmt. Herz und Lunge vermehren in der beobachteten Zeit ihre Trockensubstanz leicht schwankend um 9% bzw. 10,5%. Bei Hirn und Augen zeigt sich eine entsprechende Zunahme um 2,7% bzw. 2,4%.

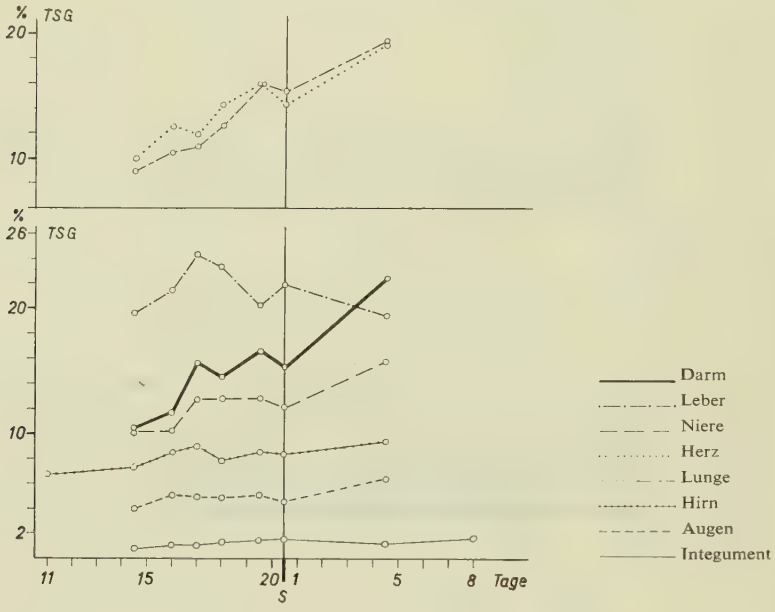

Abb. 18.

Apus melba. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

Das relative Trockengewicht des Integuments vermehrt sich vom 14./15. e-Tag bis zum 8. pe-Tag nur um 0,9%.

C. Haustaube *(Columba domestica)*

Wie die Segler sind auch die Tauben Nesthocker, die mit einem Hemisphären-Index von 4,0 (nach Portmann, 1947) auf einer niedrigen Cerebralisationsstufe stehen. Für unsere vergleichenden Untersuchungen wählten wir die Haustaube (Brutzeit: 17 Tage; Nestlingszeit: ca. 3 Wochen). Wie Sutter (1943) betont, fallen hier Domestikationseinflüsse nicht ins Gewicht, sondern der Vergleich mit den Wildformen zeigt ein gruppentypisches Verhalten der Haustaube hinsichtlich Wachstum und Adultorganisation.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 19)

Die Stoffwechselorgane wachsen vom 11. e-Tag bis zum Schlüpftag sehr rasch und untereinander ähnlich. – Das Herz beschleunigt sein embryonales Wachstum vom 15. Tag an; die Lunge wächst vom 12. e-Tag an etwa gleichmässig rasch. – Bei der Taube weisen die Augen vom 11. bis zum 16. e-Tag von allen Organen das höchste Gewicht auf. Am 14. e-Tag verlangsamt sich ihr Wachstum bereits etwas. Das Hirn wächst hingegen mit gleichmässiger mittlerer Geschwindigkeit bis zum Schlüpftag weiter.

Der Gesamtkörper wächst wie das Herz vom 15. e-Tag an etwas rascher.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 19)

Die Stoffwechselorgane setzen ihre embryonale Wachstumsgeschwindigkeit bis zum 3. pe-Tag fort und beginnen dann langsamer zu wachsen. Am 20. pe-Tag erreichen alle drei Organ postembryonale Übergewichte. — Auch Herz und Lunge wachsen vom 3. pe-Tag an langsamer. Die Lunge erreicht mit 40 Tagen den ihrem Adultgewicht entsprechenden Wert. — Hirn und Augen verlangsamen ihr bisheriges embryonales Wachstum schon nach dem 2. pe-Tag deutlich und nach dem 5. Tag noch stärker. Am 65. Tag werden die den Adultgewichten entsprechenden Werte erreicht.

Der Gesamtkörper beginnt am 4. pe-Tag langsamer zu wachsen. Am 20. Tag beträgt das Durchschnittsgewicht bereits 84% des Adultgewichtes, das aber erst nach 5—6 Monaten erreicht wird.

TABELLE 11.

Postembryonales Organwachstum der Haustaube: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	23,5 (30,4)*	13,8	16,6	7,25	33,7	20,7	6,15 (6,4)*	3,82
Relative Verm. Fakt.	—	0,58	0,706	0,308	1,43	0,88	0,26	0,162

* nach SUTTER (1943)

Auch bei der Taube weist das Herz den grössten Vermehrungsfaktor auf. Für das Hirn liegt er jedoch tiefer als der bei Wellensittich und Alpensegler festgestellte gemeinsame Wert (9).

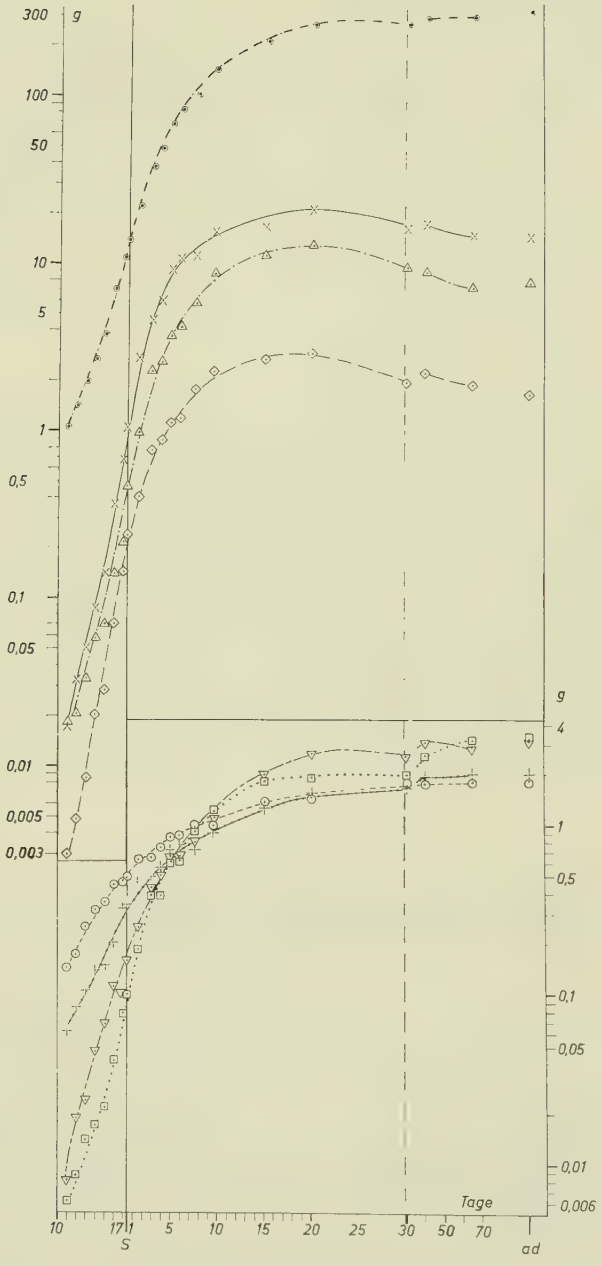

Abb. 19.

Columba domestica. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 20).

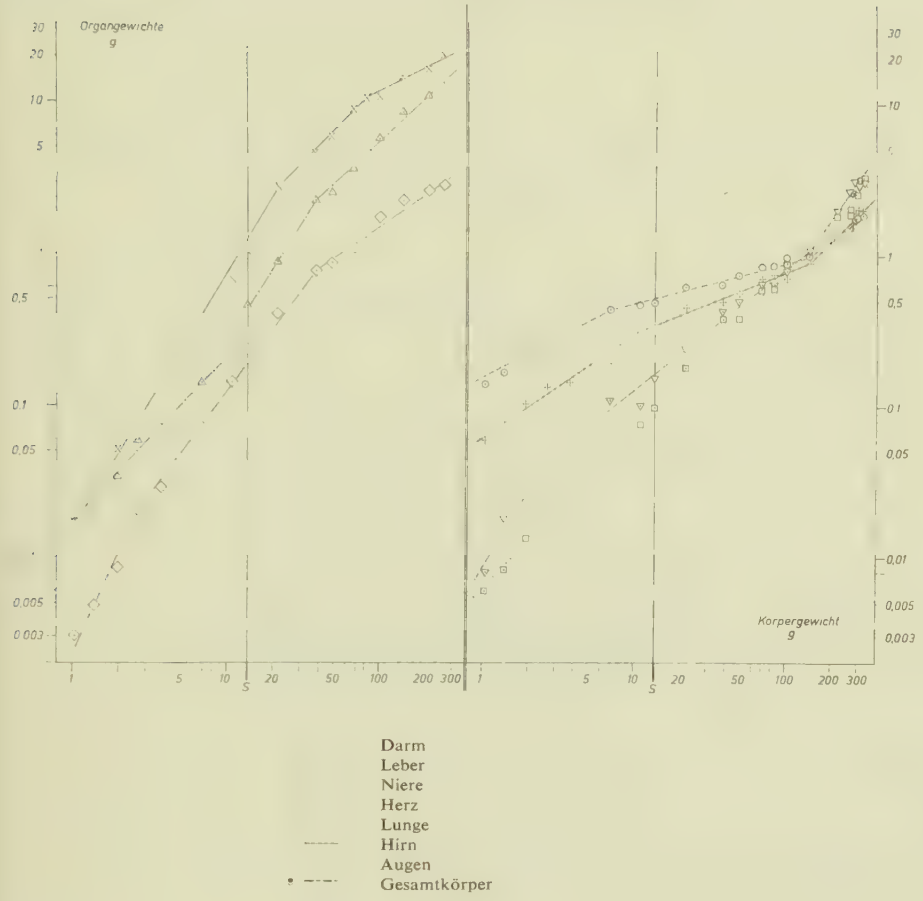

Abb. 20.

Columba domestica. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Abb. 20; Tab. 12)

Das Wachstum von Darm und Niere gliedert sich in drei Allometrieabschnitte mit sukzessive abnehmenden Wachstumskonstanten. Die Leber wächst, abgesehen von einem früh postembryonalen positiv allometrischen Abschnitt, annähernd isometrisch. — Die Lunge geht am 9./10. pe-Tag von schwach negativer wieder zu positiver Allometrie über; für das Herz kann hingegen während der ganzen

Beobachtungszeit etwa isometrisches Wachstum angenommen werden. — Hirn und Augen zeigen vom 11. e-Tag an mehr oder weniger stark negative Allometrie und gehen am 9./10. pe-Tag zu isometrischem bzw. schwach negativ allometrischem Wachstum über.

TABELLE 12.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum der Haustaube als Funktion ihres Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—1/2 pe	1,67	11—17 e	1,07	11—14 e	2,2
1/2—6 pe	1,0	S—3 pe	1,57	14 e—3 pe	1,37
6—20 pe	0,5	3—20 pe	0,92	3 —20 pe	0,66

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—ad	1,1	11 e—14 e	1,67
		14 e—9/10 pe	0,8
		9/10 pe—ad	1,45

HIRN		AUGEN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11—17 e	0,69	11—16 e	0,53
17 e—9/10 pe	0,39	16 e—9/10 pe	0,27
9/10 pe—ad	1,0	9/10 pe—ad	0,75

d). Relative Organgewichte (Abb. 21)

Das relative Darmgewicht vergrössert sich vom 11. e-Tag an rasch (Maximum am 5. pe-Tag: 13,3%). Das relative Lebergewicht behält in den ersten Postembryonaltagen etwa 6% bei und sinkt später wieder auf 2,4% ab. Bei der Niere findet sich ein Höchstwert von ca. 2% am 3. pe-Tag und ein Adultwert von 0,5%. Herz und Lunge zeigen nur wenig Veränderungen. — Hirn und Augen weisen zu Beginn der embryonalen Beobachtungsperiode mit 5,7% bzw. 13,3%

ihre höchsten Werte auf, die schon bis zum Schlüpftag beträchtlich absinken. Bereits am 9./10. pe-Tag erreichen beide Organe ihre tiefsten Werte von ca. 0,6%.

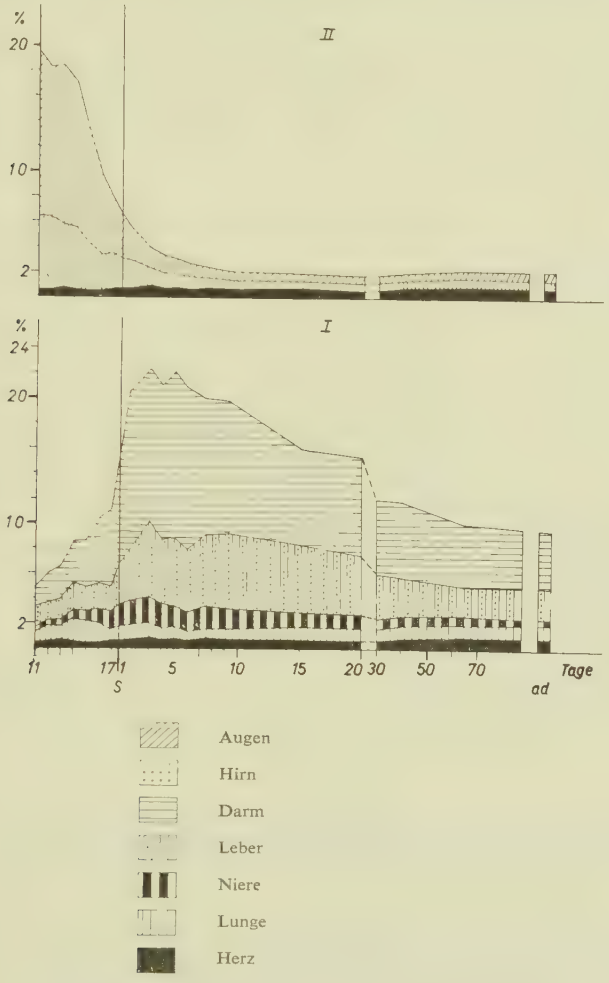

Abb. 21.

Columba domestica. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 22)

Der Trockensubstanzgehalt von Darm und Leber steigt nach dem 12. bzw. 13. e-Tag ständig an und vermehrt sich auch postembryonal beim Darm noch um einige Prozent. Die Trockensubstanz der Niere nimmt um den Schlüpftag etwas ab, dann bis zum 4. pe-Tag wieder um 7% zu. Das Herz vermehrt seinen

Trockensubstanzgehalt schwankend bis zum 4. pe-Tag um ca. 9%; bei der Lunge steigt er auf den Schlüpftag hin besonders stark an. — Die Werte für Hirn (9—10%) und Augen (4—5%) verändern sich nach dem 13. e-Tag nur noch wenig.

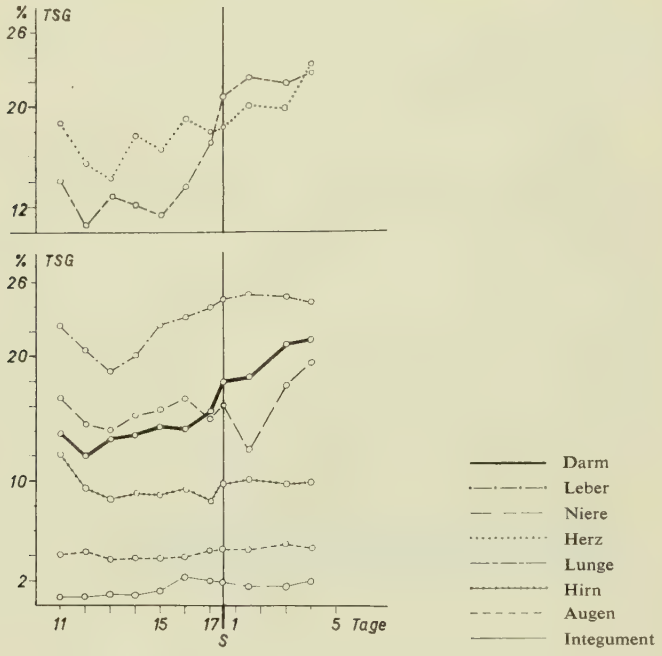

Abb. 22.

Columba domestica. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

Allen Organen mit Ausnahme der Augen ist ein deutliches Absinken ihres embryonalen Trockensubstanzgehaltes auf den 12. oder 13. Tag hin gemeinsam.

Das relative Trockengewicht des Integuments steigt vom 11. bis 16. e-Tag von 0,68% auf 2,42% an und schwankt nach dem Schlüpftag noch zwischen 1,65% und 2%.

D. Amsel *(Turdus merula)*

Die Amsel zeigt eine ausgeprägte Nesthockerentwicklung mit einer Brutzeit von 14 Tagen und einer Nestlingszeit von 13—14 Tagen. Der postembryonael Vermehrungsfaktor für die Hemisphären von 13,98 (Portmann, 1947) weist auf die relativ späte Ausgestaltung des Zentralnervensystems hin.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 23)

Darm und Leber wachsen im letzten Embryonalabschnitt (13.—14. Tag) etwa gleichmässig schnell, während die Niere vom 12. e-Tag an ihr Wachstum etwas verlangsamt. — Die Lunge fällt im Vergleich zum Herzen durch ein langsameres Wachstum vom 11.– 13. e-Tag auf. Hirn und Augen vermindern ihre spätembryonale Wachstumsgeschwindigkeit auf den Schlüpftag hin deutlich.

Der Gesamtkörper beginnt ebenfalls um den 12. e-Tag etwas langsamer zu wachsen.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 23)

Nach dem Schlüpfmoment nehmen alle drei Stoffwechselorgane stark an Gewicht zu; vom 3. pe-Tag an verlangsamt sich das Wachstum besonders bei Darm und Niere. Postembryonale Höchstgewichte treten bei der jungen Amsel auffallend früh auf (Darm: 8. Tag; Leber und Niere: 10. Tag). Hierbei erreicht nur die Niere ein eigentliches postembryonales Übergewicht, d.h. einen das Adultgewicht des Organs übertreffenden Wert. In der Zeit zwischen dem 10. und 20. pe-Tag, in die auch das Ende des Nestaufenthaltes fällt, nehmen alle drei Organe wieder an Gewicht ab, am auffallendsten die Leber. - Herz und Lunge erreichen ebenfalls am 8. bzw. 10. pe-Tag Höchstgewichte. Nach anschliessender Abnahme und erneutem Wachstum nähert sich das Gewicht der Lunge mit 20 Tagen schon stark dem endgültigen Adultwert, während das Herz noch bis zum 100. Tag langsam weiterwächst. — Bei Hirn und Augen fehlt die für alle übrigen Organe typische Einbuchtung der postembryonalen Wachstumskurven. Am 8. bzw. 6. pe-Tag beginnen beide Organe langsamer zu wachsen, und am 20. bzw. 30. Tag erreichen sie bereits den Adultwerten entsprechende Gewichte.

Der Gesamtkörper weist im Gegensatz zu den meisten Organen kein postembryonales Höchstgewicht auf, sondern wächst nach seiner raschen früh postembryonalen Gewichtszunahme vom 8. Tag an langsam und gleichmässig weiter.

TABELLE 13.

Postembryonales Organwachstum der Amsel: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	19	18,9	24,3	13,9	14,5	13.85	8,87	4,85
Relative Verm. Fakt.		0,95	1,28	0,73	0,76	0,73	0,47	0,254

Der Vermehrungsfaktor für das Herz (Tab. 13) ist bei der Amsel wesentlich kleiner als bei den bisher behandelten Nesthockerarten. Hingegen stimmt der für das Hirn berechnete Wert von ca. 9 mit den entsprechenden Zahlen bei Wellensittich und Alpensegler überein.

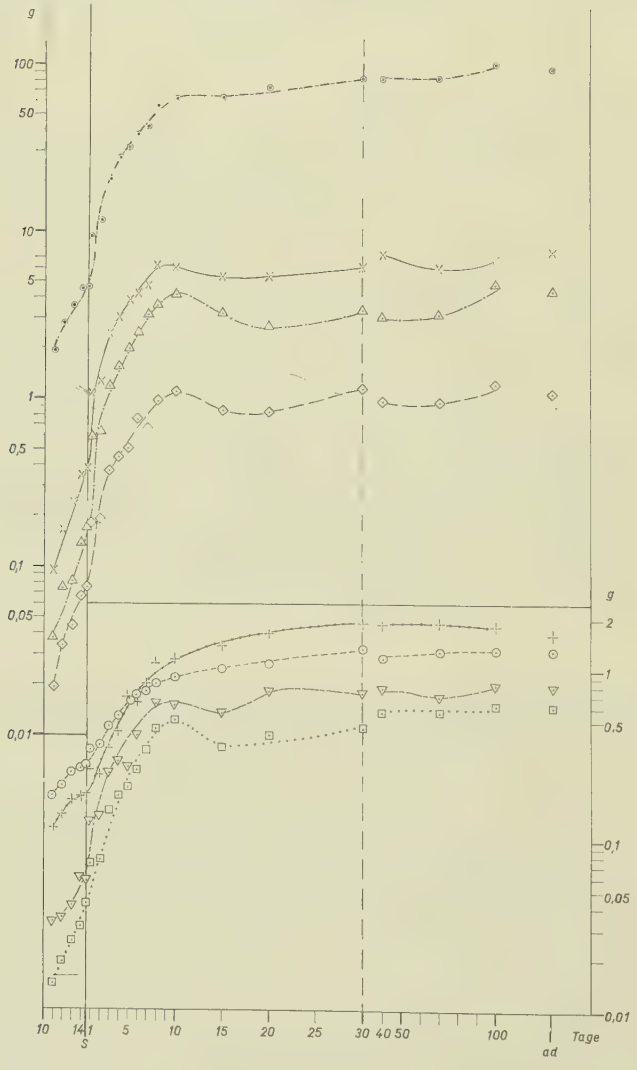

Abb. 23.

Turdus merula. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 24).

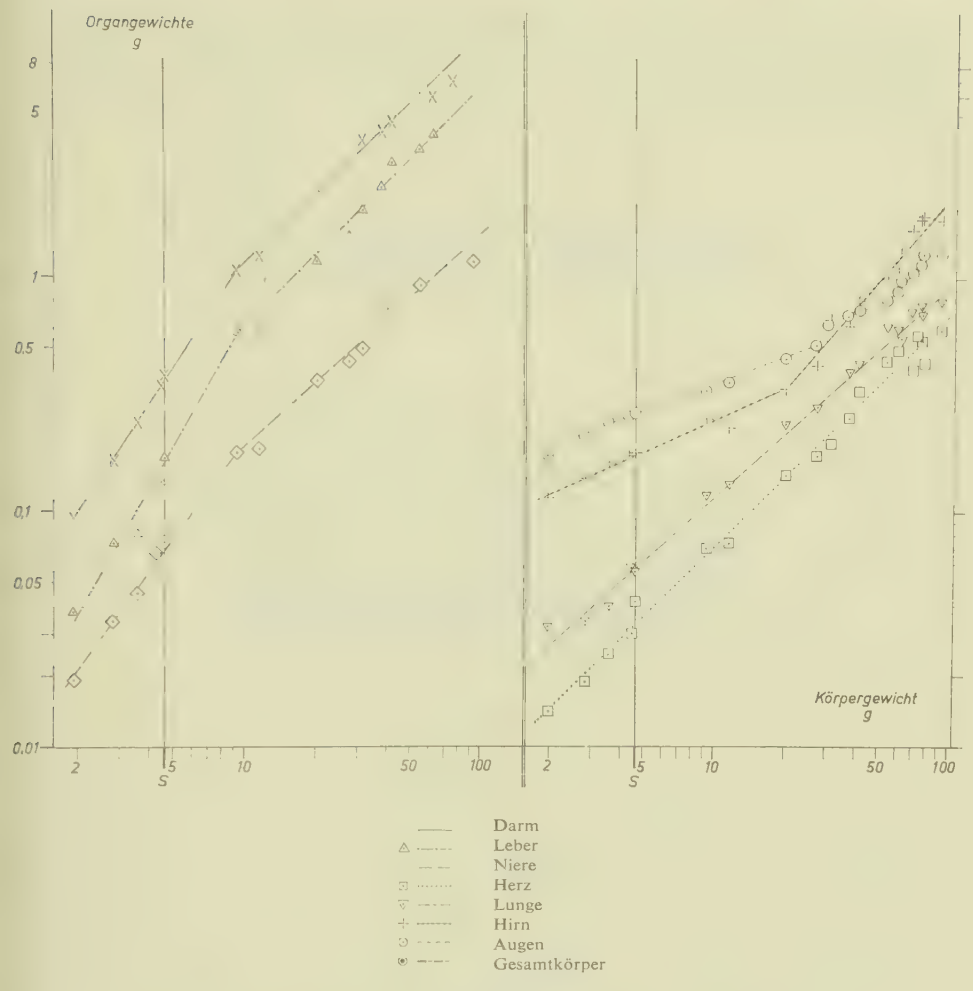

ABB. 24.

Turdus merula. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Abb. 24; Tab. 14)

Die Verhältnisse bei den Stoffwechselorganen sowie bei Herz und Lunge konnten wegen der früh einsetzenden postembryonalen Gewichtsabnahme nur bis zum 8. bzw. 10. pe-Tag geprüft werden.

Alle drei Stoffwechselorgane zeigen am 1. pe-Tag einen Übergang von positiv allometrischem zu ganz oder annähernd isometrischem Wachstum. Für das Herz kann für die gesamte Beobachtungszeit isometrisches und für die Lunge

($\alpha = 0{,}86$) nahezu isometrisches Wachstum angenommen werden. — Hirn und Augen zeigen zuerst stark negativ allometrisches, bei beiden Organen ähnliches Wachstum. Das Hirn geht am 3. pe-Tag zu annähernd isometrischem Wachstum über; die Augen wachsen vom 8. pe-Tag an isometrisch.

TABELLE 14.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum der Amsel als Funktion ihres Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—1 pe	1,5	11 e—1 pe	1,77	11 e—1 pe	1,4
1—8 pe	1,0	1—10 pe	1,0	1 pe—10 pe	0,91

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—10 pe	1,0	11 e—8 pe	0,86

Hirn		Augen	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—3 pe	0,45	11 e—4 pe	0,376
3—100 pe	1,14	5—8 pe	0,37
		8—100 pe	1,0

d). Relative Organgewichte (Abb. 25)

Die Relativgewichte von Darm und Leber nehmen bis zum 1. pe-Tag zu, bleiben dann, nur leicht schwankend, bis zum 8. bzw. 10. pe-Tag auf der Höhe von etwa 11% bzw. 6% und vermindern sich bis zum 20. Tag wieder. Der Anteil der Niere erhöht sich bis zum Schlüpftag nur auf 1,6%. Das relative Herzgewicht bleibt immer unter 1%, und auch der Wert für die Lunge weicht nur wenig von 1% ab. — Die Relativgewichte von Hirn und Augen nehmen spätembryonal und bis zum 4. bzw. 10. pe-Tag allmählich ab und verändern sich dann kaum mehr.

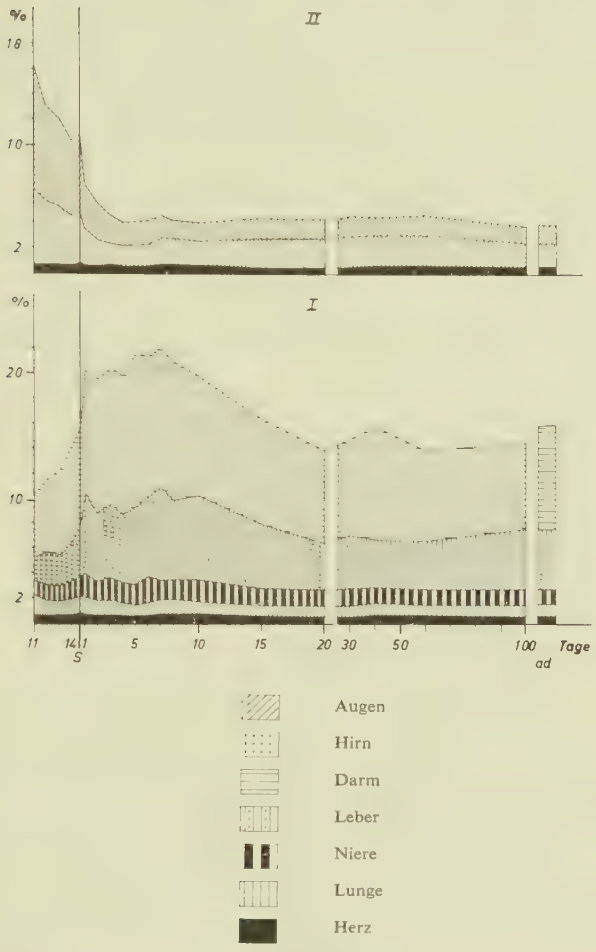

ABB. 25.

Turdus merula. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 26)

Während der Trockensubstanzgehalt des Darmes vom 11. e-Tag bis zum 4. pe-Tag fast kontinuierlich ansteigt, nimmt er bei der Leber vom 12. e-Tag an beträchtlich ab; vom 1. pe-Tag an vermehrt er sich wieder, ähnlich wie bei der Niere. Der Trockensubstanzgehalt von Herz und Lunge steigt ebenfalls bis zum 3. pe-Tag kontinuierlich an, abgesehen von Schwankungen um den Schlüpftag. Für das Hirn liegen die Werte während der ganzen Beobachtungszeit zwischen 8,3% und 9,8%, für die Augen zwischen 4,6% und 5,6%.

Das relative Trockengewicht des Integuments steigt vom 14. e-Tag bis zum 5. pe-Tag nur von 1% auf 2% an.

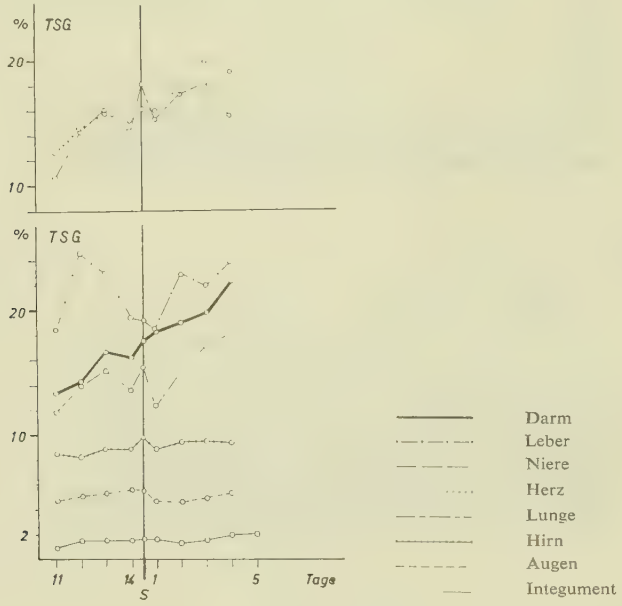

Abb. 26.

Turdus merula. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

E. Haussperling *(Passer domesticus)*

Die Embryonalentwicklung des Sperlings umfasst ca. 13 Tage, die Nestlingszeit 13—16 Tage. — Der Hemisphären-Index nähert sich mit 7,22 (nach Portmann, 1947) demjenigen der Amsel, während der Vermehrungsfaktor für die Hemisphären mit 21,48 (Portmann, 1947) beim Sperling beträchtlich höher ist.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 27)

Die Stoffwechselorgane sind durch besonders rasches spätembryonales Wachstum gekennzeichnet. Herz und Lunge wachsen etwas langsamer. — Die Gewichte von Hirn und Augen sind während der späten Embryonalzeit wesentlich höher als die andern Organgewichte (mit Ausnahme des Darmgewichtes vom 11. Tag an).

Der Gesamtkörper wächst zwischen 9./10. und 12./13. e-Tag ebenfalls rasch und über den Schlüpftag etwas langsamer.

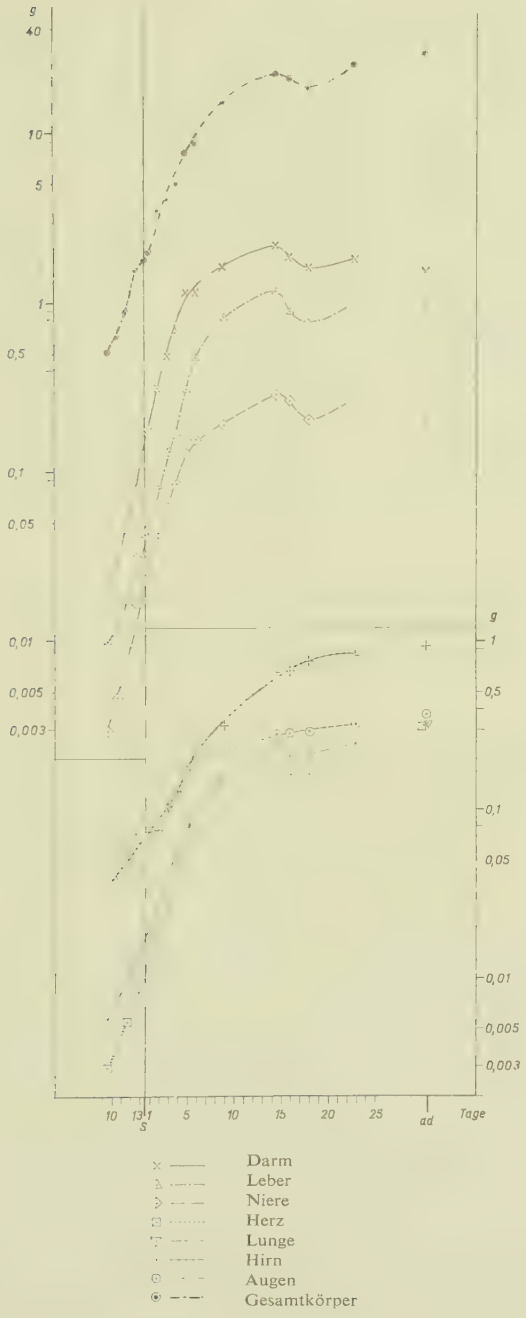

ABB. 27.

Passer domesticus. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 27)

Die Stoffwechselorgane wachsen noch bis zum 5. bzw. 6. pe-Tag mit derselben Geschwindigkeit wie vor dem Schlüpfmoment weiter. Alle drei Organe zeigen am 14./15. Tag maximale postembryonale Übergewichte, die sie bis zum 18. pe-Tag wieder beträchtlich vermindern. Um den 20.—25. Tag überschreiten diese Gewichte die entsprechenden Adultwerte erneut. — Herz und Lunge verlangsamen um den 4./5. pe-Tag ihr anfänglich rasches Wachstum. Das Herz wächst nun relativ gleichmässig weiter, während die Lunge am 14./15. Tag ein postembryonales Höchstgewicht erreicht. — Vom 5. bis 14./15. pe-Tag wächst das Hirn im Vergleich zu den nur noch langsam weiterwachsenden Augen bedeutend rascher. Mit 20—25 Tagen weisen beide Organe 86—87% ihres Adultgewichtes auf.

Auch der Gesamtkörper beginnt am 5. pe-Tag etwas langsamer zu wachsen; am 14./15. Tag zeigt er ein postembryonales Höchstgewicht.

Tabelle 15.

Postembryonales Organwachstum des Haussperlings
Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren
(Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamt-gewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	16,85	9,02	22,2	9,1	36,3	15,9	15,3	5,25
Relative Verm. Fakt.	—	0,53	1,31	0,54	2,15	0,94	0,91	0,31

Ein Vergleich mit den Vermehrungsfaktoren bei der Amsel zeigt nur für Leber, Lunge und Augen beider Arten gewisse Übereinstimmungen. — Das Hirn des Sperlings weist einen ausgesprochen hohen Vermehrungsfaktor auf, wie wir ihn bei keiner andern der bisher untersuchten Nesthockerarten gefunden haben.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Abb. 28; Tab. 16)

Das Wachstum des Darmes fällt durch einen Wechsel von positiver zu stark negativer Allometrie am 5. pe-Tag auf, während die beiden anderen Stoffwechselorgane stark positiv allometrisch oder nahezu isometrisch wachsen. — Herz und Lunge sind durch mehrfache Änderungen in ihren Allometrieverhältnissen gekennzeichnet. — Das Hirn geht am 5. pe-Tag von negativer zu positiver Allo-

metrie über. Die Augen wachsen nur vom 2. bis 6. pe-Tag nahezu isometrisch, sonst srk negativ allometrisch.

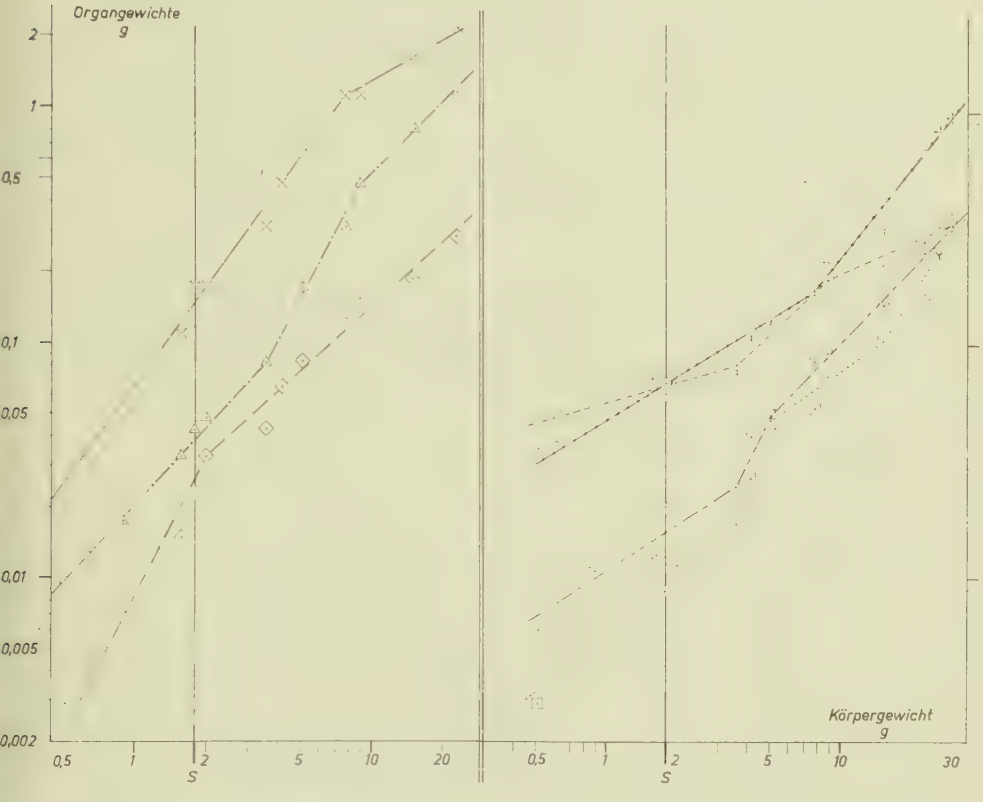

Abb. 28.

Passer domesticus. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (Zeichenerklärung s. Abb. 27).

d). Relative Organgewichte (Abb. 29)

Das relative Darmgewicht steigt bis zum 5. pe-Tag stark an (Maximalwertt ca. 15%) und sinkt bis zum Adultzustand wieder auf 5,2% ab. Das Relativgewich: der Leber erreicht am 6. pe-Tag 5% und vermindert sich anschliessend nur wenig. Niere, Herz und Lunge weisen nur geringe Veränderungen auf. — Das relative Hirngewicht sinkt bis zum Schlüpftag auf 3,5% und bis zum 8.—10. pe-Tag weiter auf 2% ab; bis zum 18. pe-Tag verdoppelt es sich wieder. Die Augen zeigen am 9./10. e-Tag mit 9% von allen Organen das grösste Relativgewicht, das sich aber bis zum Schlüpftag ebenfalls auf 4% vermindert.

Tabelle 16.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum des Haussperlings als Funktion seines Körperwachstums
Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9/10 e—5 pe	1,4	9/10 e—2 pe	1,07	9/10 e—1 pe	1,95
5—14/15 pe	0,56	2—6 pe	1,94	1—14/15 pe	0,89
		6—14/15 pe	1,0		

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9/10 e—2 pe	0,8	9/10 e—2 pe	0,61
2—4 pe	3,1	2—4 pe	2,03
4—8/10 pe	0,7	4—14/15 pe	1,0
8/10—14/15 pe	1,62		

Hirn		Augen	
Wachst. 'abschn.	α	Wachst. 'abschn.	α
9/10 e—5 pe	0,62	9/10 e—2 pe	0,286
5—14/15 pe	1,26	2—6 pe	0,95
		6—14/15 pe	0,455

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 30)

Darm und Leber vermehren ihren Trockensubstanzgehalt bis zum 1. pe-Tag beträchtlich. Bei der Niere bleiben die Werte immer zwischen 17% und 18%. Das Herz zeigt nach starkem Ansteigen seiner Trockensubstanz eine Abnahme um ca. 4% auf den Schlüpftag hin; bei der Lunge steigt sie ähnlich wie bei Darm und Leber am 12./13. e-Tag erneut an. — Alle Organe erreichen nach einer mehr oder weniger schwankenden Abnahme am 5. bzw. 6. pe-Tag wieder den Wert des 1. Tages.

Das Hirn zeigt ähnlich wie die meisten andern Organe auf den 12./13. e-Tag ein Absinken des Trockensubstanzgehaltes und eine nachfolgende Zunahme auf

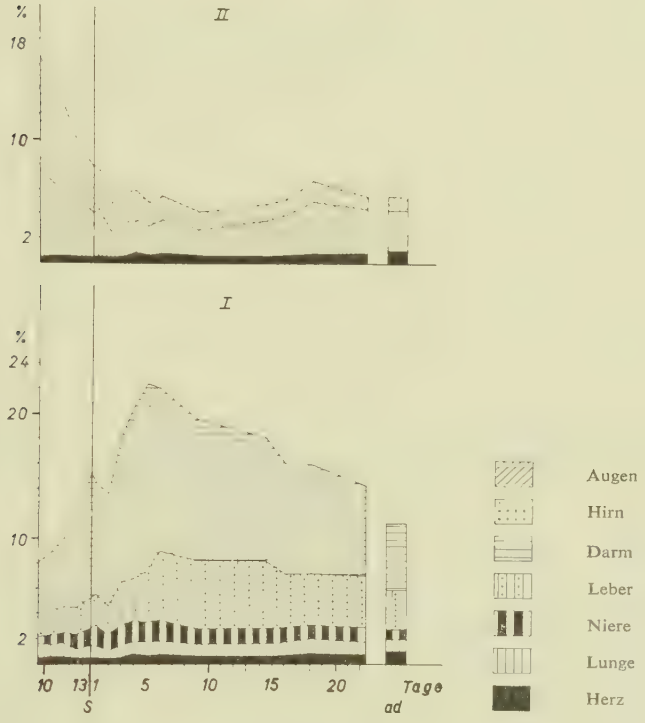

Abb. 29.

Passer domesticus. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

den Schlüpftag hin. Postembryonal verändern sich die Werte erst vom 8.—10. Tag an, d.h. bis zum 20.- 25. Tag steigen sie von 11,2 % auf 18,8 % an (Adultwert: 19,8 %). Diese Vermehrung weist auf die erst in der Postembryonalzeit stärker einsetzende Myelinisation des Sperlingsvogelhirns hin. — Der Trockensubstanzgehalt der Augen bleibt bis zum 8.—10. pe-Tag zwischen 5,2 % und 6 % und nimmt dann bis zum 20—25. Tag allmählich auf 11 % zu (Adultwert: 11,4 %).

Das relative Trockengewicht des Integuments steigt vom 9./10. e-Tag bis zum 6. pe-Tag von 0,8 % auf 2,3 % an.

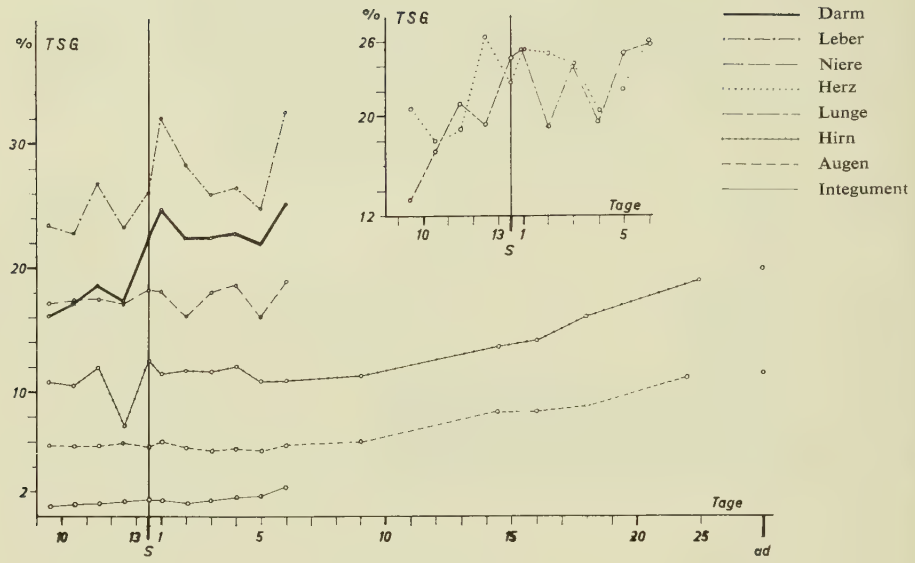

Abb. 30.

Passer domesticus. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

F. Star *(Sturnus vulgaris)*

Die Embryonalperiode umfasst beim Star ca. 13 Tage. Die Jungvögel werden mit 19—21 Tagen flugfähig. — Der postembryonale Vermehrungsfaktor der Hemisphären beträgt hier 17,71, der Hemisphären-Index 7,63 (Portmann, 1947).

Für diesen weiteren Vertreter der Passeres standen uns i.a. nur postembryonale Organgewichtswerte aus früheren Untersuchungen in der Zool. Anstalt Basel zur Verfügung. Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum konnte an Hand der von Sutter (1943) ermittelten Werte verfolgt werden.

a) Das postembryonale Wachstum (Abb. 31)

Das anfänglich rasche Wachstum der Stoffwechselorgane verlangsamt sich bereits am 4./5. pe-Tag. Am 9./10. bzw. 11./12. Tag erreichen Darm und Leber maximale postembryonale Übergewichte, während die Niere am 9./10. Tag lediglich ein dem Adultwert entsprechendes Gewicht aufweist. Die für den 120.—125. Tag ermittelten Gewichte der drei Organe übertreffen jeweils die späteren Adultgewichte. — Herz und Lunge erreichen um den 19./22. Tag postembryonale Höchstgewichte.

Das vom 8. e-Tag an beobachtete Hirnwachstum (Sutter, 1943) setzt sich postembryonal noch bis zum 9. Tag mit ähnlicher Geschwindigkeit fort,

verlangsamt sich dann und kann um den 20. pe-Tag als abgeschlossen betrachtet werden. Die Augen beginnen schon am 6./7. pe-Tag recht langsam zu wachsen und zeigen bereits am 13./15. pe-Tag ein dem Gewicht vom 120./125. Tag bzw. dem Adultwert stark angenähertes Gewicht.

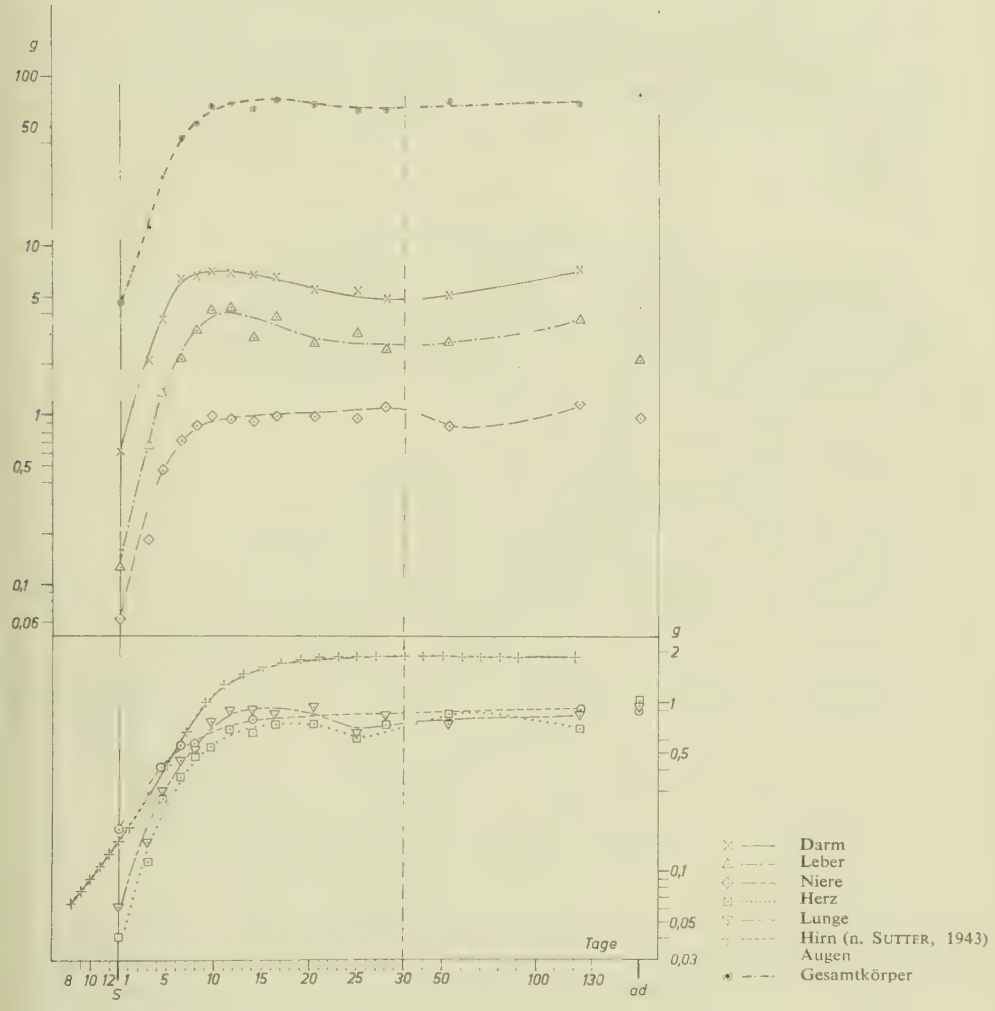

ABB. 31.

Sturnus vulgaris. Postembryonales Organ- und Körperwachstum
(Hirn: nach Werten von SUTTER, 1943, unter Berücksichtigung auch des embryonalen Wachstums).

Das postembryonale Wachstum des Gesamtkörpers verlangsamt sich vom 4./5. Tag an. Postembryonale Höchstgewichte treten am 11./12. und am 16./17. Tag auf.

TABELLE 17.

Postembryonales Organwachstum des Stars
Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren
(Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	17,5	7,21	17	15,7	24,7	15,6	11,4	4,85
Relative Verm. Fakt.	—	0,41	0,97	0,895	1,41	0,89	0,65	0,28

Der Darm weist am Schlüpftag schon einen auffallend grossen Anteil an seinem späteren Adultgewicht auf, während das Herz noch besonders stark zurückgeblieben ist. Hirn und Augen des Stars zeigen ähnliche Verhältnisse wie bei den zwei andern untersuchten Vertretern der Passeres.

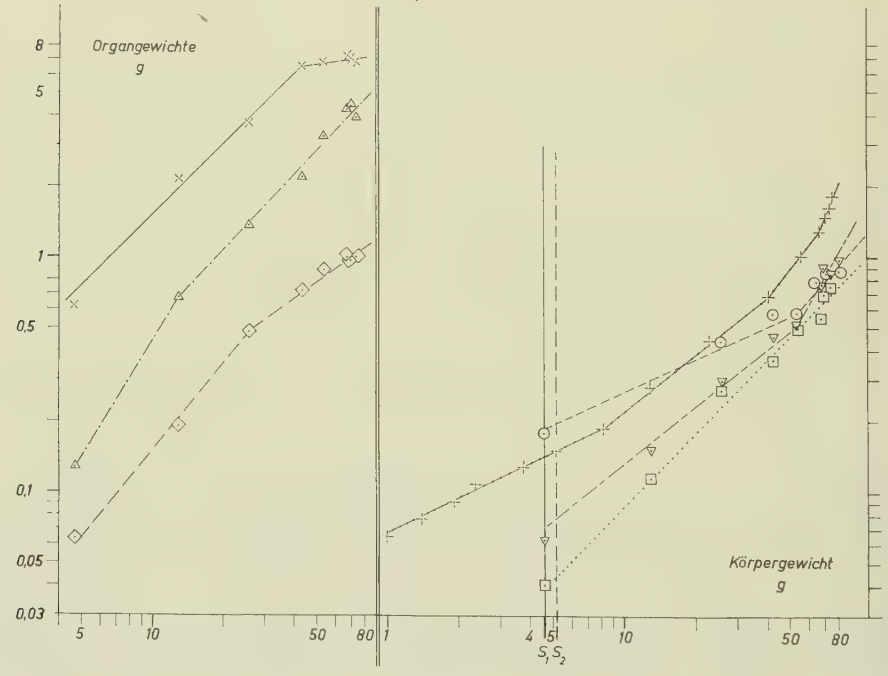

ABB. 32.

Sturnus vulgaris. Postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (Hirn mit S_2: nach Werten von SUTTER, 1943, unter Berücksichtigung auch des embryonalen Wachstums). (Zeichenerklärung s. Abb. 31.)

b). Die Beziehung zwischen postembryonalem Organ- und Körperwachstum (Abb. 32; Tab. 18)

Der Darm wächst vom Schlüpftag bis zum 6./7. pe-Tag isometrisch, die Leber erst vom 3. pe-Tag an. Die Niere geht am 4./5. pe-Tag von schwach positiver zu schwach negativer Allometrie über. Das Herz wächst etwa isometrisch, die Lunge bis zum 8. pe-Tag schwach negativ, dann stark positiv allometrisch.

Für das Hirn finden sich (nach Werten von SUTTER, 1943) vom 8. e-Tag an sukzessive zunehmende Wachstumskonstanten. Die Augen gehen um den 8. pe-

TABELLE 18.

Das postembryonale Organwachstum des Stars als Funktion seines Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
S—6/7 pe	1,0	S—3 pe	1,63	S—4/5 pe	1,23
6/7—16/17 pe	0,133	3—16/17 pe	1,06	4/5—16/17 pe	0,7

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
S—16/17 pe	1,04	S—8 pe	0,8
		8—16/17 pe	1,75

HIRN		AUGEN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
8 e—1 pe	0,485	S—8 pe	0,455
1—7 pe	0,78	8—13/15 pe	1,15
7—11 pe	1,25		
11—19 pe	2,5		

Tag von ihrem bisherigen stark negativen zu nahezu isometrischem Wachstum über.

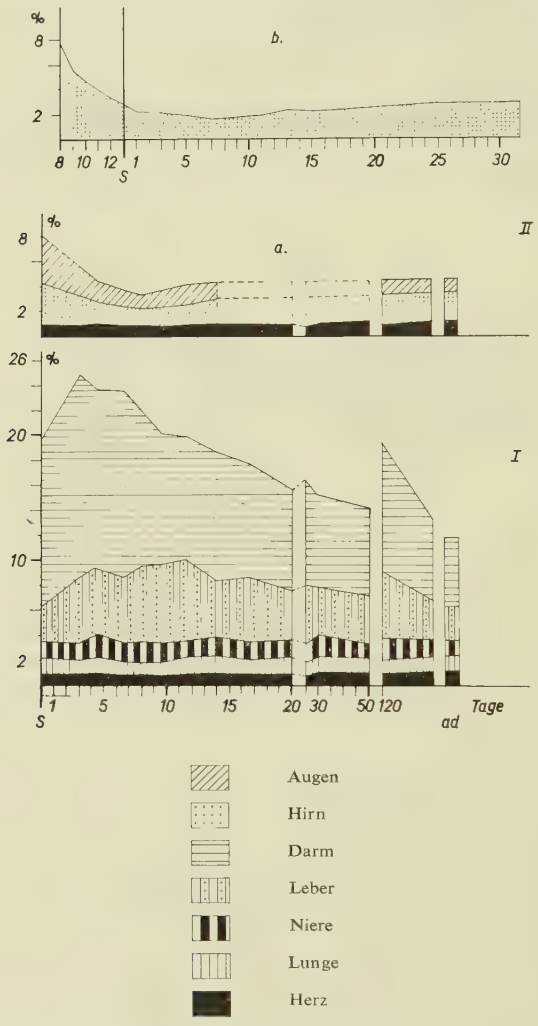

Abb. 33.

Sturnus vulgaris. Postembryonale relative Organgewichte.
II, a. nach Werten aus der Zool. Anstalt Basel; II, b. nach Werten von Sutter, 1943, unter Berücksichtigung auch der embryonalen Hirngewichte.

c). Relative Organgewichte (Abb. 33)

Vom 3. pe-Tag an sinkt das relative Darmgewicht von 16% auf 8% am 19./22. Tag ab (Adultwert: 5,5%). Die Leber zeigt am 11./12. pe-Tag ein Maximum von 6,3% und im Adultzustand wieder den Wert vom Schlüpftag (2,7%). Die

geringen Relativgewichte von Niere, Herz und Lunge verändern sich postembryonal nur wenig.

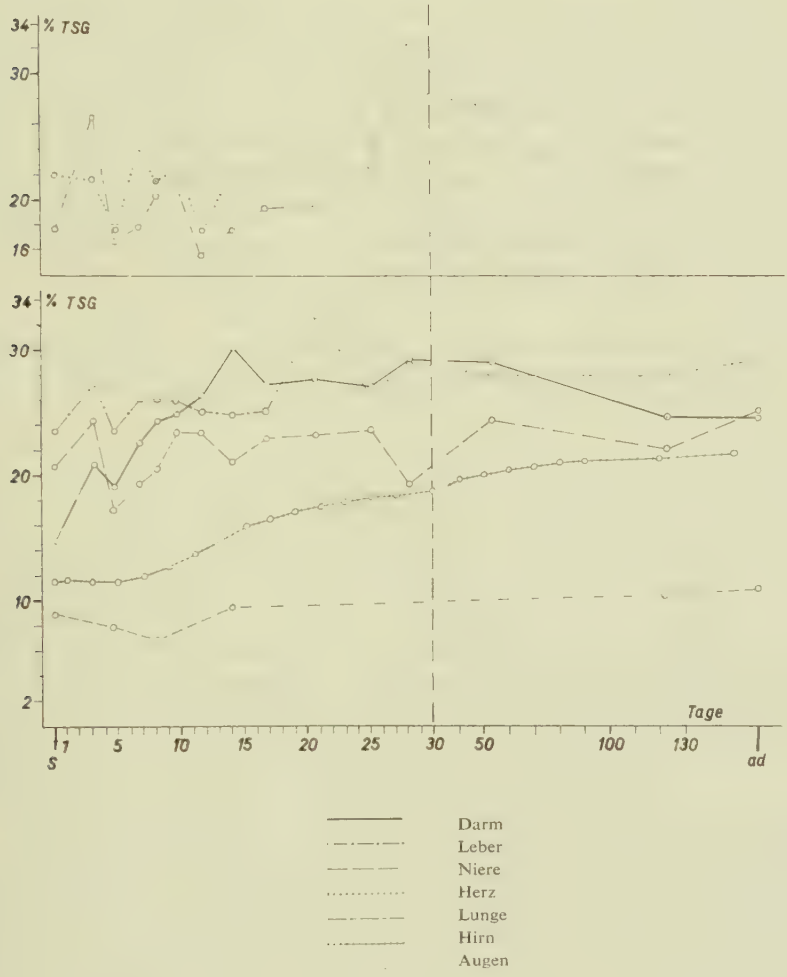

ABB. 34.

Sturnus vulgaris. Der postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe.

Das relative Hirngewicht sinkt nach den Daten von SUTTER (1943) (Abb. 33b) vom 8. e-Tag bis zum 7. pe-Tag von 6,55% auf 1,65% ab. (Adultwert: 2,25%). Das Relativgewicht der Augen vermindert sich zwischen Schlüpftag und 8. pe-Tag von 3,86% auf 1%.

d). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der Postembryonalzeit (Abb. 34)

Der Trockensubstanzgehalt des Darmes steigt bis zum 13./15. pe-Tag von ca. 15% auf 30% an; bei der Leber vermehrt er sich postembryonal um 4,5%. Die Niere verhält sich ähnlich schwankend wie die Leber; adult zeigt sie etwa wieder den Wert vom 3. pe-Tag (24—25%). Herz und Lunge weisen um den 28. pe-Tag Maxima von 28,8% bzw. 32,6% auf; ihre Adultwerte betragen ähnlich wie bei Darm und Niere 24—25%.

Der Trockensubstanzgehalt des Hirns steigt (nach Daten von SUTTER, 1943) vom Schlüpftag bis zum 150. Tag relativ gleichmässig von 11,6% auf 22% an; bei den Augen vermehrt er sich postembryonal nur um 2%.

III. VERGLEICHENDER ÜBERBLICK ÜBER DAS ORGANWACHSTUM BEI DEN UNTERSUCHTEN NESTFLÜCHTER- UND NESTHOCKERARTEN

A. DIE POSTEMBRYONALEN VERMEHRUNGSFAKTOREN

(Zusammenstellung in den unveröffentlichten Tabellen A und B)

Unter den Nestflüchtern zeigt das Huhn deutliche Unterschiede gegenüber der Stockente: Sein Totalgewicht und alle Organe ausser Hirn und Augen weisen beträchtlich höhere postembryonale Vermehrungsfaktoren auf. Bei der Stockente findet man hingegen Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Nesthockern: Nur der Darm muss hier sein Anfangsgewicht noch bedeutend stärker vermehren als bei den meisten Nesthockerarten, und der Vermehrungsfaktor für das Hirn von *Anas* ist ebenso niedrig wie bei den übrigen Nestflüchterarten.

Bei den verschiedenen Nesthockerarten der Ontogenesestufe VI (nach PORTMANN, 1935), die alle eine ähnliche postembryonale Lebensweise haben, nähern sich die Vermehrungsfaktoren für die entsprechenden Organe nur teilweise einander. — Unter den zur Ontogenesestufe VII (PORTMANN, 1935) gehörenden Sperlingsvögeln nehmen die Rabenvögel eine Sonderstellung ein: Sie weisen für den Gesamtkörper sowie für fast alle Organe wesentlich höhere Vermehrungsfaktoren auf als die übrigen Nesthocker.

Die Nestflüchter sind hinsichtlich der postembryonalen Vermehrungsfaktoren für das Hirn mit Werten bis 5 deutlich von den Nesthockern mit höheren Werten abgegrenzt (Tab. 19). In diesem Unterschied wie auch in der entsprechenden Gruppierung der Hemisphären-Vermehrungsfaktoren kommen die gegensätzlichen Schlüpfzustände der beiden Gruppen klar zum Ausdruck: Das am Schlüpftag schon weit entwickelte Hirn, dessen Gewicht bereits 20 bis 30% des Adult-

gewichtes ausmacht, ermöglicht u.a. dem Nestflüchterjungen seine von Anfang an selbständige Lebensweise, während die bei den Nesthockern im Schlüpfmoment noch stärker zurückgebliebenen Gehirne ebenso deutlich in Korrelation sind mit dem hilflosen Zustand der Jungen.

PORTMANN (1947) hat diese Unterschiede präzisiert durch Ermittlung der postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die einzelnen Hirnteile (von denen Hemisphären und Stammrest in unserer Tab. 19 aufgeführt sind). Er weist dabei besonders auf die gegensätzlichen Verhältnisse bei den Hemisphären als höchstem Integrationsort und dem Stammrest als Elementarteil des Gehirns hin: Während die Vermehrungsfaktoren der Hemisphären, die nach einer Zusammenstellung von PORTMANN (1947) zwischen 2,35 (Seeregenpfeifer) und 32,59 (Rabenkrähe) liegen, ähnlich wie die Vermehrungsfaktoren für das Totalhirn eine klare Abgrenzung zwischen den Nestflüchtern (wo sie den Wert 5 kaum überschreiten) und den eigentlichen Nesthockern zeigen, trifft dies für die Vermehrungsfaktoren des Stammrestes von 1,29 (Seeregenpfeifer) bis 6,73 (Rabenkrähe) nicht zu. Wenn sich auch die niedrigsten Werte von 1,29 und 2,42 nur bei Nestflüchtern und die höchsten von 5 bis 6,3 nur bei extremen Nesthockern finden, so treten die dazwischenliegenden Zahlen doch bei beiden Gruppen auf. — Der von PORTMANN eingeführte Quotient aus den Vermehrungsfaktoren von Hemisphären und Stammrest gibt an, wievielmal mehr die Hemisphären während der Postembryonalzeit wachsen müssen als der Stammrest, und grenzt ebenfalls die beiden Ontogenesetypen voneinander ab: Bei den Nestflüchtern finden sich nur niedrige Werte bis zu 1,5, bei den extremen Nesthockern hingegen die höchsten Werte bis annähernd 5. Hier wird die grosse Bedeutung des höchsten Integrationszentrums und seines postembryonalen Wachstums bei den Nesthockern klar gegenüber den Verhältnissen bei den Nestflüchtern, wo das Wachstum dieses Zentrums sich nur wenig von demjenigen des elementaren Hirnteils unterscheidet.

Der Hemisphären-Index (Tab. 19) zeigt nur teilweise Parallelen zur Intensität des postembryonalen Wachstums der Hemisphären bzw. des Totalhirns. Unter den Nestflüchtern ist er z.B. für die Stockente mit 6,08 relativ hoch trotz ihres recht geringen Hemisphärenwachstums, während er unter den Nesthockern beim Haussperling mit 7,22 im Vergleich zu seinem hohen Hemisphären-Vermehrungsfaktor als niedrig bezeichnet werden kann. Nur die hohen Indices für die Hemisphären der Rabenvögel stehen auch in deutlicher Beziehung zu den hohen Vermehrungszahlen für Totalhirn und Hemisphären dieser Familie.

Unter den Hemisphären-Indices fallen die niedrigen Werte bei *Apus* und *Columba domestica* auf. Diese Arten mit ihrer typischen Nesthockerontogenese sind Beispiele für die Regel von der *evolutiven Präzedenz des Ontogenesetypus*, auf die wir später noch ausführlicher zurückkommen werden.

Den postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die Augen sind in Tabelle 19

TABELLE 19.

Postembryonale Vermehrungsfaktoren für Gesamthirn, einzelne Hirnteile und Augen und Ranghöhe der Arten

	Vermehrungsfaktoren				Hemisph.-Index	*Verm. Fakt.* Augen	Mittelhirn-*(Lobi optici)* Index
	Totalhirn	Hemisphären	Stamm	Hem.: Stamm			
Nestflüchter:							
Gallus domest.	3,57	4,86	—	—	3,27	6,36	0,840
Coturnix coturn.	2,88	3,17	2,43	1,3	2,36	—	—
Anas platyrh.	4,05	4,93	3,29	1,49	6,08	4,6	0,608
Nesthocker:							
Melopsitt. und.	9	19,4	4,35	4,46	7,4	4,1	0,76
Apus melba	8,94	16,26*	4,73*	3,44	3,67	8,4	0,66
Apus apus	6,6	9,25	3,97	2,33	3,43	6,5	0,65
Columba domest.	6,15	8,48	3,77	2,25	4,0	3,82	0,85
Turdus merula	8,87	13,98	4,59	3,04	6,67	4,85	1,18
Passer domest.	15,3	21,48	—	—	7,22	5,25	0,975
Sturnus vulgaris	11,4	17,71	4,76	3,72	7,63	4,85	1,01
Hirundo rustica	7,6	12,21	3	4,07	4,62	6,25	0,74
Fringilla coel.	7,65	13,82	4,75	2,91	5,83	3,79	0,76
Chloris chloris	8,79	14,75	3,57	4,13	—	3,82	—
Carduelis cann.	7,85	12,65	3,48	3,63	5,87	3,84	0,86
Parus major	11,2	19,55	4,73	4,13	8,9	4,65	1,17
Parus coeruleus	11,4	19,04	5,06	3,76	8,77	5,35	1,06
Emberiza citr.	7,3	12,07	3,55	3,40	—	3,21	—
Troglodytes trog.	5,5	9,06	3,78	2,39	5,87	3,22	1,12
Acrocephalus scirp.	6,5	10,48	2,95	3,55	4,41	—	—
Corvus corone	21,2	32,59	6,73	4,84	15,38	7,9	1,27
Coloeus monedula	17,8	28,95	6,31	4,59	13,98	7,15	1,4
Pica pica	15,1	27,2	6,28	4,33	15,81	7,5	1,41

Werte für Hemisphären- und Stamm-Vermehrungsfaktoren und Hemisphären- und Mittelhirn-Indices nach PORTMANN (1947).
* nach KOCHER (1948).

noch die Indices für das Mittelhirn (Lobi optici) gegenübergestellt. Diese Vermehrungsfaktoren sind ihrer Grösse nach unregelmässig über alle Arten der behandelten Ontogenesestufen verteilt, erlauben also keine Abgrenzung der Nestflüchter von den Nesthockern, und auch ein Versuch, die einzelnen Vermehrungsfaktoren jeweils in Beziehung zum Mittelhirn-Index der betreffenden Art zu setzen, erweist sich für den Gesamtvergleich als zwecklos. Der Alpensegler, der in unserer Tabelle unter den Vermehrungsfaktoren einen Höchstwert von 8,4 zeigt, besitzt nur einen relativ niedrigen Mittelhirn-Index von 0,66, ähnlich

wie der ihm nahe verwandte Mauersegler. Die nächsthöchsten Vermehrungsfaktoren finden sich wiederum bei den Rabenvögeln, die gleichzeitig die grössten Mittelhirn-Indices besitzen. – Bei den Augen handelt es sich um Organe, die im Adultzustand bei den einzelnen Arten besonders starke Unterschiede in ihrem relativen Gewicht zeigen; so hebt sich z.B. der Alpensegler mit 2,18% Gewichtsanteil der Augen am adulten Körpergewicht deutlich vom Wellensittich und der Taube mit ihren entsprechenden Werten von 0,8% bzw. 0,72% ab – ein Unterschied, der auch in den postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die Augen dieser Arten zum Ausdruck kommt.

Wie Tabelle 20 zeigt, ist für Hirn und Augen der Nestflüchter die geringste postembryonale Wachstumsleistung, verglichen mit dem Körperwachstum, nötig. Bei den Nesthockern weisen das Hirn der Taube und ebenfalls die Augen fast

TABELLE 20.

Postembryonale relative Vermehrungsfaktoren

	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
a) *Nestflüchter:*							
Gallus domest.	0,69	0,87	1,92	0,97	0,625	0,066	0,12
*Phasianus colch.**						0,091	0,11
*Chrysolophus pictus**						0,108	0,127
Coturnix coturnix (n. SUTTER, 1943)						0,137	
Anas platyrh.	0,81	0,6	0,46	0,66	0,71	0,13	0,15
b) *Nesthocker:*							
Melopsittacus und.	0,44	0,83	0,36	1,27	0,8	0,37	0,17
Apus melba	0,57	0,95	0,72	1,5	0,84	0,44	0,41
*Apus apus**	0,51	1,01	0,71	1,49	0,89	0,5	0,49
Columba domest.	0,58	0,7	0,31	1,43	0,88	0,26	0,16
Turdus merula	0,95	1,28	0,73	0,76	0,73	0,47	0,25
Passer domesticus	0,53	1,31	0,54	2,15	0,94	0,91	0,31
*Sturnus vulgaris**	0,41	0,97	0,89	1,41	0,89	0,65	0,28
Weitere Passeres nach früh. ermitt. Werten:							
Hirundo rustica	0,57	1,51	0,9	1,55	0,89	0,46	0,37
Fringilla coel.	0,49	0,85	0,71	1,2	0,78	0,47	0,23
Chloris chloris	0,48	0,92	0,615	1,85	0,65	0,58	0,25
Parus maior	0,58	1,5	1,25	1,8	0,74	0,73	0,3
Parus coeruleus	0,47	1,33	1,26	1,75	1,07	1,02	0,48
Troglodytes trog.	0,58	1,89	1,96	1,5	1,0	0,55	0,32
Corvus corone	0,53	1,22	0,68	1,44	0,97	0,575	0,21
Coloeus monedula	0,55	1,94	0,88	1,48	0,94	0,73	0,29
Pica pica	—	—	—	—	—	0,42	0,21

* nach Werten aus der Zool. Anst. Basel.

aller Arten im Vergleich zu den übrigen Organen niedrige *relative Vermehrungsfaktoren* auf. — Beim Vergleich von *Apus melba* und *Apus apus* fällt auf, dass die z.T. beträchtlichen Unterschiede zwischen den postembryonalen Vermehrungsfaktoren einander entsprechender Organe durch die Miteinbeziehung des Körperwachstums beider Arten — also in der Form der relativen postembryonalen Vermehrungsfaktoren — weitgehend ausgeglichen sind.

Eine klare Sonderung zwischen Nestflüchtern und Nesthockern ist bezüglich der relativen Vermehrungsfaktoren nur für das Hirn möglich.

B. Das Organwachstum als Funktion des Körperwachstums

a). Embryonalperiode (Zusammenstellung in unveröff. Tab. C; Abb. 35)

Während der beobachteten Embryonalzeit nähert sich das Herz bei sämtlichen untersuchten Arten am stärksten dem isometrischen Wachstum. Die Lunge zeigt weniger einheitliche Isometrieverhältnisse; doch kommt ihr Wachstum besonders in der späteren Embryonalzeit bei den meisten Arten ebenfalls der isometrischen Form nahe. — Beide Organe stehen als deutliche Abgrenzung zwischen Stoffwechselorganen einerseits und Hirn und Augen andererseits, wie es Abbildung 35 zeigt. Hier sind die Bereiche der embryonalen Wachstumskonstanten für die einzelnen Organe schematisch zusammengefasst: Links von dieser mittleren Organgruppe ordnen sich die fast durchwegs oberhalb von 1 liegenden Wachstumskonstanten der Stoffwechselorgane an, rechts die weitgehend unter dem Wert 1 liegenden von Hirn und Augen. Diese Gruppierung gilt vor allem für die spätere Embryonalzeit und betrifft die Organe von Nestflüchtern und Nesthockern in ähnlicher Weise.

Unter den Stoffwechselorganen findet man für den Darm beider Ontogenesetypen im allgemeinen ein schwach bis mittelstark positiv allometrisches Wachstum. Die Leber ist bei allen Arten (mit Ausnahme der Amsel) durch schwach positiv allometrisches oder nahezu isometrisches Wachstum gekennzeichnet, das lediglich in den letzten Bruttagen bei einzelnen Arten zu stärker positiver Allometrie übergeht. Die Niere der Nestflüchter weist in der früheren Embryonalperiode stark positive Allometrie auf, die sich später vermindert. Bei den Nesthockern wächst dieses Organ schwach bis mittelstark positiv allometrisch.

Das Hirn zeigt nach manchen Autoren nur in früheren Embryonalstadien des Hühnchens (und unter den Nesthockern beim Alpensegler bis zum 14./15. e-Tag) nahe bei 1 liegende Wachstumskonstanten; sonst wächst es überall negativ allometrisch, wobei die Nestflüchter im allgemeinen höhere Wachstumskonstanten aufweisen als die Nesthocker. — Die Augen wachsen bei den Nestflüchtern in der früheren Periode noch positiv allometrisch und gehen dann zu negativer

Allometrie mit recht niedrigen Wachstumskonstanten über, wie sie auch für das Augenwachstum der Nesthocker gilt.

Allgemein lässt sich sagen, dass zwischen Nestflüchtern und Nesthockern

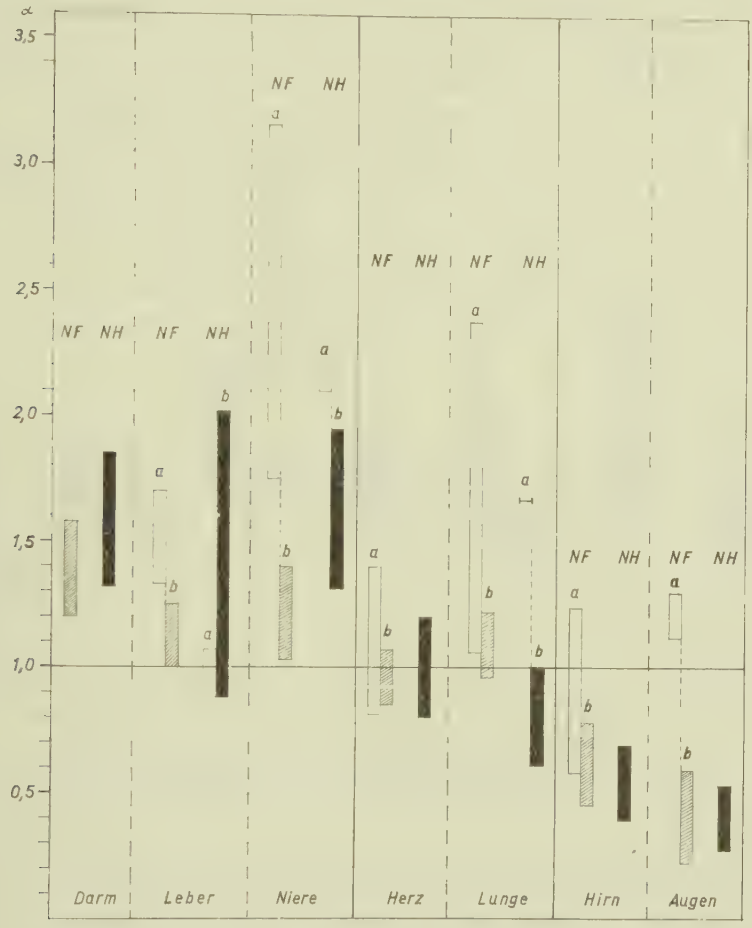

Abb. 35.

Gruppierung der embryonalen Wachstumskonstanten α
für die einzelnen Organe bei Nestflüchtern (NF) und Nesthockern (NH).
a. frühere Embryonalperiode; b spätere Embryonalperiode.

hinsichtlich des embryonalen Organwachstums als Funktion des Körperwachstums keine markanten Unterschiede bestehen.

b). Postembryonalperiode (Zusammenstellung in unveröff. Tab. D; Abb. 36)

Postembryonal sind die drei Organgruppen nicht so deutlich voneinander gesondert wie in der Embryonalzeit.

Bei den Stoffwechselorganen der Nestflüchter zeigt sich nach dem 5.—10. Tag zunächst ein Übergang von positiv allometrischem zu nahezu isometrischem Wachstum. Bei den Nesthockern wachsen alle drei Organe nach dem 5.—6. Tag ebenfalls weitgehend isometrisch oder negativ allometrisch. — Das Herzwachstum der untersuchten Nestflüchter verläuft bis zum 60.—70. Tag negativ allometrisch, während es bei den meisten Nesthockerarten

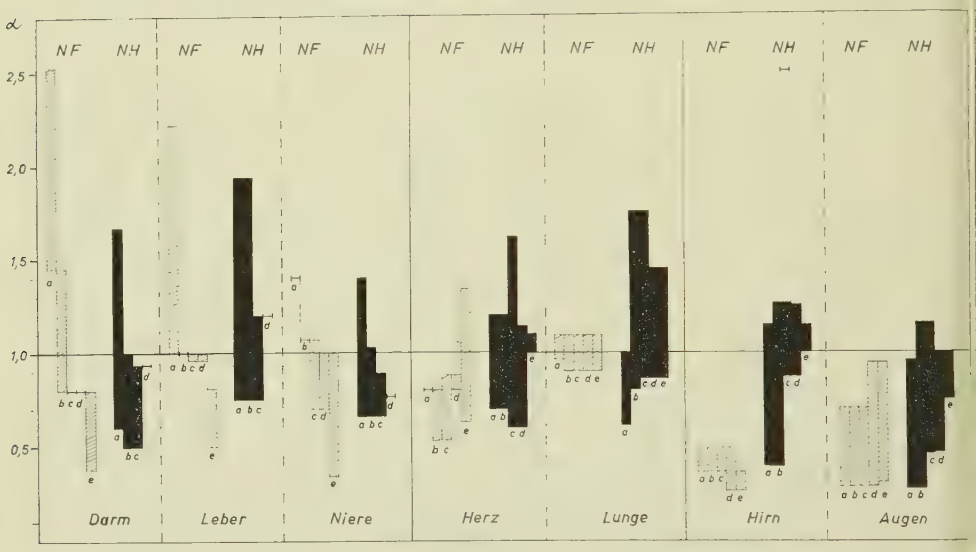

Abb. 36.

Gruppierung der postembryonalen Wachstumskonstanten α
für die einzelnen Organe bei Nestflüchtern (NF) und Nesthockern (NH).
a. S—5. Tag; b. 5.—10. Tag; c. 10.—20. Tag; d. 20.—50. Tag; e. über 50 pe-Tage.

in den ersten Postembryonalwochen auch Isometrie oder positive Allometrie zeigt. Die Lunge wächst bei den Nestflüchtern durchwegsn ahezu isometrisch; bei den meisten Arten der Nesthocker zeigt sie ebenfalls grössere Abschnitte isometrischen oder schwach negativ allometrischen Wachstums.

In bezug auf das Hirn lassen sich die beiden Ontogenesetypen postembryonal klar voneinander abgrenzen: Die Nestflüchter zeigen stark negative Allometrie, während die meisten Nesthockerarten schon wenige Tage nach dem Schlüpfen zu annähernd isometrischem oder schwach allometrischem Hirnwachstum übergehen. — Das Augenwachstum lässt bei beiden Ontogenesetypen keine markanten Unterschiede erkennen; lediglich Amsel und Star weichen mit teilweiser Isometrie bzw. schwach positiver Allometrie etwas von der Wachstumsform bei den übrigen Arten ab.

c) Vergleich der embryonalen und postembryonalen Verhältnisse (Abb. 35 und 36)

Die Stoffwechselorgane beider Ontogenesetypen verhalten sich postembryonal vom 10. bzw. vom 5. Tag an mit ihrer Isometrie bzw. negativen Allometrie genau umgekehrt wie embryonal. Dem sich besonders in der späteren Embryonalzeit der Isometrie nähernden Herzwachstum stehen weniger einheitliche postembryonale Verhältnisse gegenüber. Das weitgehend isometrische spätembryonale Wachstum der Lunge setzt sich bei den Nestflüchtern auch postembryonal konsequent fort; bei den Nesthockern ist eine Verschiebung der spätembryonalen negativen Allometrie zu positiver Allometrie zu beobachten.

Das Wachstum des Hirns zeigt lediglich bei den Nesthockern einen Unterschied gegenüber der negativen Allometrie der späteren Embryonalzeit: Besonders vom 10. pe-Tag an liegen alle Wachstumskonstanten wenig über oder unter 1. — Etwa dasselbe gilt vor allem bei den Nesthockern für das Augenwachstum.

C. Relative Organgewichte

(Zusammenstellung in unveröff. Tab. E und F)

Die Veränderungen, denen die relativen Organgewichte während beider Entwicklungsperioden bei den von uns untersuchten Vertretern der Nestflüchter und Nesthocker unterworfen sind (vgl. graphische Darstellungen in Kapitel I und II), lassen sich im Überblick folgendermassen charakterisieren:

Das Relativgewicht von Herz und Lunge schwankt während der beobachteten Embryonal- und Postembryonalzeit nur zwischen 0,5 und 1,5%. Unter den Stoffwechselorganen zeigt auch die Niere (ca. 0,5—2,3%) während ihres Wachstums nur geringe Veränderungen. Bei Darm und Leber hingegen ist während der beobachteten Embryonalzeit eine relative Gewichtszunahme festzustellen, die sich bei allen Arten auch postembryonal noch mehr oder weniger stark fortsetzt. Während der späteren Postembryonalzeit nimmt das Relativgewicht wieder ab, bzw. es bleibt noch einige Zeit konstant. Im Vergleich zu diesen beiden Organen verhalten sich Hirn und Augen während der embryonalen Beobachtungszeit genau umgekehrt. Ihre Relativgewichte sinken bis zum Schlüpftag kontinuierlich ab. Sie vermindern sich auch in der frühen Postembryonalzeit noch etwas und bleiben dann etwa konstant.

Neben dieser allgemeinen Charakterisierung sind noch einige Besonderheiten zu erwähnen:

Embryonalperiode. Bei den Nestflüchtern weist der Darm des Huhnes ungefähr doppelt so hohe embryonale Relativgewichte auf wie dasselbe Organ der Stockente. Unter den Nesthockern zeigen neben dem Alpensegler die Amsel und der Sperling die höchsten Relativgewichte für den Darm. Für die Leber weichen die Prozentwerte bei den einzelnen Arten nicht stark voneinander

ab; die höchsten Zahlen weist hier ebenfalls das Huhn auf, die niedrigsten der Wellensittich. – Unter den Nestflüchtern finden sich beim Huhn niedrigere relative Hirngewichte als bei der Ente, im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Darm.

Postembryonalperiode. Für den Darm zeigen Nestflüchter wie Nesthocker (mit Ausnahme des Alpenseglers) vom Schlüpftag bis zum 5. pe-Tag eine teilweise beträchtliche Zunahme des Relativgewichtes. Die Nesthocker vermindern bis zum 20. Tag ihr relatives Darmgewicht wieder etwa auf den Wert vom Schlüpftag oder noch stärker. Bei der Stockente hingegen tritt das dem Schlüpfwert entsprechende Relativgewicht erst wieder mit 50 Tagen auf, beim Huhn mit 100—120 Tagen. *Die beiden Nestflüchterarten sind somit von den Nesthockern deutlich unterschieden durch diese wesentlich längere Beibehaltung ihres höheren relativen Darmgewichtes während der Postembryonalzeit.*

Während das postembryonale Relativgewicht der Leber beim Huhn erst nach dem 40. Tag wieder langsam abzunehmen beginnt, erfolgt diese Abnahme bei der Stockente schon nach dem 15. und bei allen Nesthockern (mit Ausnahme des Alpenseglers) nach dem 10. Tag.

Das Hirn setzt überall seine embryonale Verminderung des Relativgewichtes postembryonal direkt fort, wenn auch auf verschiedene Weise. Unter den Nestflüchtern zeigt das Huhn während der ganzen Postembryonalzeit eine kontinuierliche Abnahme; die Stockente lässt hingegen ihr stark vermindertes relatives Hirngewicht vom 50. Tag an etwa konstant. Die Verhältnisse bei den Nesthockern sind untereinander wiederum recht verschieden. Beim Wellensittich nimmt der auffallend hohe Schlüpfwert von nahezu 8% bis zum 5. pe-Tag um mehr als die Hälfte ab. Alpensegler und Taube vermindern ihre geringen relativen Hirngewichte vom Schlüpftag während der Postembryonalzeit noch beträchlich, wobei die Taube in den letzten Stadien ebenso niedrige Werte zeigt wie die Stockente. Unter den Sperlingsvögeln mit ihren untereinander ähnlichen Schlüpfwerten (3,4—3,9%) finden sich bei der Amsel und beim Star etwa einander entsprechende Verhältnisse, d.h. bis zum 5. Tag eine Verminderung ihrer relativen Hirngewichte auf etwa die Hälfte des Schlüpfwertes. — Die Augen der Nestflüchter vermindern ihre geringen relativen Anfangsgewichte in der späteren Postembryonalzeit noch weiter. Bei den Nesthockern hingegen verändern sich nach dem 10. pe-Tag die relativen Augengewichte nicht mehr wesentlich.

D. Der Trockensubstanzgehalt

Während der Embryonalentwicklung vergrössert sich der relative Gehalt an Trockensubstanz. Nach Rössle (1923) findet bei der Veränderung der chemischen Zusammensetzung des Gesamtkörpers mit dem Alter vor allem eine „Austrocknung" statt, und auch Rubner (1923) und Scheminzky (1930) wiesen nach, dass sich der Wassergehalt parallel mit der Abnahme der Wachstumsintensität im Verlauf der Ontogenese vermindert.

Wie POHLMAN (1919/20) aufgrund seiner Untersuchungen am Hühnerembryo annimmt, wird bei Einsetzen der Luftatmung kurz vor dem Schlüpfen der grösste Teil des Wassers durch die Lungen ausgeschieden, das in Form der Amnionflüssigkeit während der zweiten Hälfte der Brutzeit in die Muskulatur und in einzelne Organe des Embryos aufgenommen worden ist. — HAARDICK (1941) stellte fest, dass der Hühnchenembryo in der ersten Hälfte der Brutzeit wasserreicher ist als das Eiweiss, in dem er schwimmt. Der Wassergehalt ist am 5. e-Tag am grössten, was auch SCHMALHAUSEN (1927) für den Hühnerembryo nachgewiesen hat; bis zum 13. Tag nimmt das Trockengewicht langsam zu, und bis zum 18. Tag verstärkt sich diese Zunahme beträchtlich. Nach einem Stillstand bis zum 20. e-Tag beginnt die Trockensubstanz kurz vor dem Schlüpfen wieder anzusteigen.

a). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonalzeit (unveröff. Tab. G)

Was über den Gesamtkörper gesagt wurde, gilt im allgemeinen auch für die einzelnen Organe: Bei den von uns untersuchten Arten zeigt sich fast überall eine Trockensubstanzzunahme der embryonal wachsenden Organe. — Unter den Nestflüchtern fällt besonders die Leber des Hühnchens auf, für deren Trockensubstanz DUYFF (1939*b*) wesentlich höhere Prozentwerte ermittelte, als wir sie bei *Anas* und unseren Nesthockerarten feststellten. Auch die von SUTTER (1943) für das embryonale Hirn des Hühnchens berechneten Werte sind auffallend hoch. — In der Gruppe der Nesthocker zeigen die Lunge und vor allem das Herz des Sperlings einen teilweise beträchtlich höheren Trockensubstanzgehalt als bei den übrigen Arten.

b). Über den Trockensubstanzgehalt der Organe während verschiedener Phasen der Postembryonalzeit (unveröff. Tab. H—L)

Die Leber weist bei den Nestflüchtern am Schlüpftag einen beträchtlich höheren Trockensubstanzgehalt auf als bei den Nesthockern. Die Trockensubstanz des Hirns am Schlüpftag ist bei den von uns untersuchten Nesthockerarten und einigen weiteren Sperlingsvögeln (für die uns früher ermittelte Werte zur Verfügung standen) durchwegs niedriger als bei den Nestflüchtern. — Die Nesthocker zeigen bei allen Organen während der beobachteten Postembryonalzeit einen allgemeinen Anstieg des Trockensubstanzgehaltes, wenn auch teilweise unter Schwankungen. (Für die Nestflüchter standen uns im einzelnen keine entsprechenden Werte zur Verfügung).

Die *postembryonalen Vermehrungsfaktoren* (vor allem für die Trockensubstanz der Nesthockerorgane) sind ein Vergleichsmass für diesen Anstieg (Tab. 21). Die Leber, die bei sämtlichen Arten am Schlüpftag schon von allen Organen den höchsten Wert erreicht hat (was auch für dieses Organ bei den Nestflüchtern gilt), vermehrt ihren Trockensubstanzgehalt bis zum Adultzustand im allgemeinen nur noch schwach. Die übrigen Organe weisen bei den einzelnen

Arten zum grössten Teil höhere Vermehrungsfaktoren auf, die sich besonders beim Hirn der Nesthocker dem Wert 2 stark nähern bzw. ihn leicht überschreiten.

c). Das relative Trockengewicht des Integuments

Wie Tabelle 22a zeigt, übersteigen die bei den Nestflüchtern (besonders bei *Anas*) ermittelten Werte schon während der untersuchten Embryonalperiode beträchtlich die bei den Nesthockern gefundenen Zahlen, was in klarem Zusammenhang mit der schon im Ei in Erscheinung tretenden morphologisch stark verschiedenen Körperbedeckung der beiden Gruppen steht. Huhn und Ente schlüpfen wie sämtliche andere den Ontogenesestufen I und II angehörenden Vögel mit voll ausgebildeten Nestlingsdunen, während bei den von uns untersuchten Nesthockern (Ontogenesestufen VI und VII) das Dunenkleid im Schlüpfzustand mehr oder weniger stark reduziert ist. Ihr Integument weist dementsprechend im Verlauf der vier beobachteten Embryonalabschnitte nur eine geringe Zunahme seines relativen Trockengewichtes auf. Bei der Taube mit ihrer Körperbedunung ist dieses relative Wachstum am stärksten. — Am 2. pe-Tag weist die Ente mit 8%

TABELLE 21.

Postembryonale Vermehrungsfaktoren für den Trockensubstanzgehalt der Organe bei einigen Nestflüchtern und Nesthockern (nach früher in der Zool. Anstalt Basel ermittelten Werten)

	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Nestflüchter:							
Chrysolophus pictus						1,53	1,42
Phasianus colchicus						1,29	1,73
Coturnix coturnix (n. SUTTER, 1943)						1,41	
Nesthocker:							
Passer domesticus (n. eigenen Werten)						1,58	
Sturnus vulgaris	1,68	1,25	1,22	1,15	1,38	1,93	1,24
						(n. SUTTER)	
Chloris chloris	2,2	1,39	1,65	2,28	2,5	1,91	1,63
Parus maior	2,15	1,89	1,84	2,31	1,59	1,89	1,74
Troglodytes troglod.	1,55	1,33	1,8	0,93	1,15	1,64	1,95
Hirundo rustica	1,89	1,38	1,3	1,39	1,31	1,91	1,81
Corvus corone	1,92	1,23	1,15	1,04	0,94	1,84	2,16
Pica pica	—	—	—	—	—	2,15	2,08
Apus apus	1,67	1,11	1,54	1,49	1,53	1,5	1,43
Apus melba (n. KOCHER, 1948)	—	—	—	—	—	1,39	—
Falco tinnunculus	1,76	0,81	1,42	1,53	1,72	1,71	1,75

ein 5- bis 8mal höheres relatives Trockengewicht ihres Integuments auf als die Nesthockerarten. (Tab. 22b). Beim Wellensittich erhöht es sich bis zum 6. pe-Tag auf 3,16 %, während es beim Alpensegler am 8. pe-Tag noch stark zurückgeblieben ist. Bei Taube, Sperling und Amsel beträgt das relative Trockengewicht des Integuments am 4.—6. pe-Tag ebenfalls erst ca. 2%.

TABELLE 22.

Das relative Trockengewicht des Integuments bei Nestflüchtern und Nesthockern (in % des Körper-Frischgewichtes)

a). Embryonalzeit

	Stadium *A*	*B*	*C*	*D*
Nestflüchter:				
Gallus domesticus	% 2,58	4,45	3,44	3,22
Anas platyrh.	2,52	3,7	7,72	8,7
Nesthocker:				
Melopsittacus und.	1,49	1,67	1,92	1,78
Apus melba	0,83	1,11	1,27	1,48
Columba domestica	0,73	0,85	1,2	1,99
Turdus merula	—	1,01	1,52	1,53
Passer domesticus	0,80	0,99	1,09	1,2

Erklärung der Stadien (Bruchteile der Gesamtbrutzeit):
A: 7/10; *B*: 8/10; *C*: 9/10; *D*: Gesamtbrutzeit (Schlüpfreife).

b). Frühe Postembryonalzeit

(Tage)

	Schlüpftag	1	2	3	4	5	6	8
Nestflüchter:								
Anas platyrh.	%6,15	6,45	8,0	—	—	—	—	—
Nesthocker:								
Melopsitt. und.	2,17	1,75	1,52	1,56	1,98	—	3,16	—
Apus melba	1,6	—	—	—	—	1,28	—	1,74
Columba domest.	1,97	1,65	—	1,65	2,02	—	—	
Turdus merula	1,58	1,65	1,35	1,65	1,97	2,04	—	—
Passer domest.	1,43	1,32	1,05	1,35	1,54	1,57	2,3	—

IV. CHARAKTERISIERUNG DER EINZELNEN ENTWICKLUNGSABSCHNITTE

A. Die Embryonalperiode

Bei ihren Untersuchungen am Hühnchenembryo befassten sich einige Autoren auch mit grundsätzlichen Problemen des embryonalen Wachstums der Vögel. So prüfte Haardick (1941) die Frage, ob während der Embryonalzeit bei Vögeln von metamorphoseähnlichen Umwandlungen gesprochen werden könne. Er fand in Übereinstimmung mit anderen Autoren am 10., 14. und 16. Embryonaltag des Hühnchens Maxima der Wachstumsgeschwindigkeit und teilte das embryonale Gesamtwachstum in 5 Stufen ein. Dabei wies er darauf hin, dass mit jedem Übergang zu einer neuen Wachstumsstufe ein Übergang zu einer neuen Gestalt einhergehe und jeweils regressive und progressive Metamorphosemerkmale auftreten. Er spricht bei den einzelnen Stufen z.B. vom morphologischen Formwert des Sauropsiden-, des Vogel- und schliesslich des eigentlichen Hühnerembryos, der sich zwischen dem 14./15. und dem 18. Tag (Stufe IV) nur noch grössenmässig vom schlüpfenden Tier unterscheidet. Die Vorbereitung zum Schlüpfen ist zugleich die Metamorphose vom Wasser- zum Luft- und Landtier. Mit der Aufnahme des Dotters in die Körperhöhle setzt die Resorption der „Larvenorgane" des Dottersack- und Allantoiskreislaufes ein. Dessen grosse Blut- und Lymphmengen, die hierbei in den Körper aufgenommen werden, bewirken eine starke Zunahme des Wassergehaltes.

In Ergänzung der Untersuchungen von Haardick überprüfte Martha Kraicziczek (1956) die Beziehungen zwischen dem Funktionszustand der embryonalen Thyreoidea und den Wachstumsstufen während der Embryonalentwicklung des Hühnchens. Sie beobachtete am 8. Bruttag das erste Auftreten von Schilddrüsenkolloid in den Thyreoideazellen (gleichzeitig mit dem Anstieg der embryonalen Wachstumskurve und mit Beginn der perichondralen Ossifikation), am 11.—12. Tag ein erstes und am 18. Tag ein zweites Funktionsmaximum der embryonalen Schilddrüse und wies nach, dass die Haardickschen Wachstumsstufen und die entsprechenden „Metamorphoseschritte" in ursächlicher Beziehung zur Funktion der Thyreoidea stehen. — Wurmbach (1950) konnte bei der Amphibienlarvenentwicklung nachweisen, dass das Schilddrüsenhormon für die Gewebsentwässerung und Trockengewichtserhöhung verantwortlich ist. Wie Haardick (1941) betont, ist es gerade eine der Hauptaufgaben der Ontogenese, aus einem stark wasserhaltigen, differenzierungsfähigen Gewebe ein stabiles, an Trockensubstanz reiches Gewebe auszubilden. Daraus ergibt sich auch die wichtige Bedeutung der von Kraicziczek festgestellten Thyreoideafunktion im Zusammenhang mit den verschiedenen Wachstumsstufen und der kontinuierlichen Zunahme des Trockensubstanzgehaltes (bis zum 18. Tag) beim Hühnerembryo (vgl. auch Kapitel III, D).

Portmann (1955) nimmt für die Organe der Nestflüchter eine den Reptilienverhältnissen ähnliche Art des Wachstums an: Für verschiedene Organsysteme ist das Wachstum weitgehend isometrisch im Gegensatz zur auffälligen Allometrie wichtiger Organsysteme bei den Nesthockern. — Bei den von uns untersuchten Nestflüchtern *Anas platyrhynchos* und *Gallus domesticus* kann aber während der

Embryonalperiode nicht von einer Isometrie, d.h. von einem allgemeinen Organwachstum annähernd gleicher Geschwindigkeit, gesprochen werden: Ebenso wie bei den Nesthockern wachsen die drei Organgruppen bei den Nestflüchtern in bezug auf das Körperwachstum sehr verschieden schnell.

PORTMANN (1959) weist unter Aufzählung mehrerer ontogenetischer Fakten auf die Bedeutung der Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag bei Vögeln hin. In diesem Zeitabschnitt erreichen bei Vogelarten mit verschieden langer Brutzeit schon zahlreiche Organe ihre volle Ausdifferenzierung und mehr oder weniger vollständige Funktionsbereitschaft, so dass von einem Zustand „potentieller Schlüpfreife" gesprochen werden kann. — Betrachten wir aber während dieser Periode den Stand der Gewichtsentwicklung der einzelnen Organe in bezug auf ihr Schlüpfgewicht, so lässt sich bei den verschiedenen Arten kein oder nur wenig Zusammenhang erkennen mit dieser in Hinsicht auf andere Fakten so wichtigen Etappe. Bei Arten mit längerer Brutzeit, wie sie auch unter den von uns untersuchten Nesthockern vertreten sind, haben besonders die Stoffwechselorgane um den 13.—14. Bruttag erst einen sehr kleinen Anteil an ihren Schlüpfgewichten erreicht. Beim Huhn fällt lediglich auf, dass Lunge und Augen am 13./14. Embryonaltag bereits auf 60—70% ihres Schlüpfgewichtes angestiegen sind und das Hirn etwa 50% aufweist. Unter den Nesthockern haben beim Wellensittich am 13. Tag Hirn und Augen 50% erreicht bzw. bereits überschritten. Dieselben Organe nähern sich um den 14. e-Tag beim Alpensegler der Hälfte ihres Schlüpfgewichtes, und die Augen der Taube haben am 13. Tag ebenfalls 50% erreicht. Bei der Stockente mit ihrer langen Brutzeit weisen jedoch Hirn und Augen um den 12.—15. Tag mit ca. 10 bzw. 20% noch recht niedrige Werte auf, und ähnliches gilt für das Hirn der Taube, das seinen Anteil vom 12. bis 15. Tag nur langsam von 25% auf ca. 45% erhöht. — Es lassen sich also nur für die *Organe des Nervensystems* bei einigen der von uns untersuchten Arten gewisse *Übereinstimmungen in der Gewichtsentwicklung um den 13.—15. Bruttag* feststellen.

SUTTER (1943) verglich das Wachstum des Hirns und seiner Teile bei einigen Vertretern der Hühner- und Sperlingsvögel und bei der Taube. Er nimmt an, dass bei den Passeres das gesamte embryonale Hirnwachstum etwa den Wachstumsvorgängen in den ersten 2/3 bis 3/4 der Embryonalzeit bei den Phasianidae entspricht, weist aber darauf hin, dass die histologische Differenzierung bei beiden Gruppen schon etwa von 8. Embryonaltag an deutliche Unterschiede zeigt. Das embryonale Körperwachstum verläuft bei den Passeres bedeutend rascher als bei den Phasianidae, so dass das Hirn bei der ersten Gruppe in seiner embryonalen Wachstumsgeschwindigkeit hinter dem Körper zurückbleibt. SUTTER betont, dass diese Verschiedenheit hinsichtlich der Beziehung zwischen Hirn- und Körperwachstum für die Charakterisierung der beiden Wachstumstypen der Nestflüchter und Nesthocker von besonderer Bedeutung ist. Er bemerkt

aber gleichzeitig, dass die hohe Geschwindigkeit des embryonalen Gesamtwachstums zwar ein wichtiges Kennzeichen der Passeres, aber nicht ein generelles Nesthockermerkmal ist. So wachsen z.B. manche Embryonen von Nesthockern, nach deren längerer Brutdauer zu schliessen, langsamer als entsprechende in der Körpergrösse vergleichbare Vertreter der Nestflüchter (Vergleich von *Apus melba* mit *Coturnix coturnix*). Die Hühnervögel bauen während ihrer im allgemeinen längeren Embryonalperiode an gesamter Frischsubstanz ebensoviel, an Trockensubstanz mehr auf und zeigen einen schnelleren Fortschritt in der Gewebedifferenzierung als die Sperlingsvögel. —

Das von SUTTER erwähnte bei den Passeres im Vergleich zu den Phasianiden stärkere Zurückbleiben des embryonalen Hirnwachstums hinter dem Körperwachstum wird in unserem Schema (Abb. 35) nicht besonders deutlich, da das Hirn beider Ontogenesegruppen in der späteren Embryonalzeit gleicherweise negativ allometrisches Wachstum zeigt. Bei Berücksichtigung früherer Entwicklungsabschnitte finden wir jedoch für das Hirn der Nestflüchter auch schwächer positiv allometrisches bis isometrisches Wachstum, so dass die von uns erfassten Werte die Befunde SUTTERS bestätigen.

Die Veränderungen des Trockensubstanzgehaltes während des embryonalen Organwachstums sind besonders im Zusammenhang mit der Hirnentwicklung von Interesse. Beim Nesthockerhirn findet man fast überall eine Abnahme der Trockensubstanz oder zumindest keine bemerkenswerte Zunahme. SUTTER (1943) stellte fest, dass die Trockensubstanz des Hirns beim Huhn schon 4—5 Tage vor dem Schlüpfen einen steilen Anstieg zeigt, dass hingegen beim Hirn des Stars eine ähnlich starke Zunahme erst 7 Tage nach dem Schlüpftag eintritt. Er weist auf den Zusammenhang zwischen dem hohen Trockensubstanzgehalt des Phasianidengehirns am Schlüpftag und dem fortgeschrittenen Zustand seiner Markscheidenbildung hin, und er sieht umgekehrt im geringen Trockensubstanzgehalt im Hirn der schlüpfenden Sperlingsvögel eine Beziehung zu der dort noch stark zurückgebliebenen Myelinisation. Somit wären die Unterschiede im Trockensubstanzgehalt des embryonalen Hirns als Ausdruck eines verschiedenen Differenzierungsgrades bei beiden Gruppen aufzufassen.

In ihren Untersuchungen über das embryonale Wachstum bei Huhn und Taube befasste sich Laura KAUFMAN (1929, 1930) bereits mit dem im Zentrum unserer Arbeit stehenden Vergleich zwischen Nestflüchter- und Nesthockerontogenese. Nach ihren Ermittlungen liegen während der ganzen Embryonalzeit die relativen Gewichte für Herz, Darm und Lunge fast ausnahmslos bei den Tauben höher als bei den Hühnern; die Leber ist bei den Tauben vom 11. e-Tag an relativ leichter und das Hirn während der ganzen Embryonalzeit ebenfalls etwas leichter als bei den Hühnern.

Vergleichen wir die Verhältnisse bei den von uns untersuchten Nesthockern (unveröff. Tab. E) mit den *relativen Gewichtswerten*, die KAUFMAN beim Hühnchen

feststellte, so zeigt sich folgendes: Darm und Leber des Hühnerembryos sind immer relativ schwerer als bei allen unseren Nesthockerarten. Hingegen findet man für die Niere ähnliche oder wenig höhere relative Gewichte bei den Nesthockern, und dasselbe gilt für die Lunge. Die Verhältnisse bei Hirn und Augen sind schon innerhalb der Gruppe der Nesthocker selbst recht verschieden. Das Hirn des Huhns steht durch seine gleichmässigere relative Gewichtszunahme während der Embryonalzeit gewissermassen in der Mitte zwischen den Extremen, welche die Nesthockerarten in dieser Hinsicht zeigen. - Beim zweiten von uns untersuchten Nestflüchter, der Stockente, sind (besonders in der späten Embryonalzeit) die relativen Darmgewichte beträchtlich niedriger als bei den Nesthockern, während das Hirn bedeutend höhere Werte als beim Hühnchen aufweist. So kann bei der Stockente, wenigstens in bezug auf den Darm und das Hirn, die typische Nestflüchtersituation beobachtet werden, die KAUFMAN aufgrund ihrer eigenen Beispiele postuliert hat: schlechtere Ausrüstung mit einem energieproduzierenden Organ, wie es der Darm ist, und demgegenüber (teilweise) bessere Ausrüstung mit einem Organ, das wie das Hirn Energie verbraucht. Diese Verteilung während der fortschreitenden Embryonalzeit der Stockente als Nestflüchter und die umgekehrten Verhältnisse bei den von uns untersuchten Nesthockern werden im Hinblick auf den Schlüpftag und auf die ihm folgende frühe Postembryonalzeit mit ihren bei beiden Gruppen verschiedenen Verhaltensweisen besonders bedeutsam.

B. Der Schlüpftag

Ein wichtiger Vorgang, der das Schlüpfen des jungen Vogels einleitet, ist neben dem Einziehen des Dottersackes in die Körperhöhle die Aufnahme der Amnionflüssigkeit durch den Embryo. Dessen Gewebe wird mit Lymphe durchtränkt, nachdem das Blut des Allantoissystems in die Körpergefässe aufgenommen worden ist. Die embryonalen Nieren sind zu diesem Zeitpunkt nicht fähig, die grossen Flüssigkeitsmengen zu bewältigen. — POHLMAN (1919 20) untersuchte die quantitativen Verhältnisse bei der mit Flüssigkeit infiltrierten und dadurch ausgedehnten Muskulatur des Hühnchenembryos unter besonderer Berücksichtigung des *Musculus complexus* (dessen Hypertrophie er aber nicht wie KEIBEL mit der Funktion des Eizahns in Zusammenhang bringt). Die besondere Struktur und Lagerung ermöglicht diesem Muskel eine leichtere Aufnahme der Infiltrationsflüssigkeit und deshalb eine stärkere Durchdringung als bei den übrigen Muskeln. Am Beispiel der Beinmuskulatur konnte jedoch nachgewiesen werden, dass die Durchdringung mit Flüssigkeit die Muskulatur des ganzen Embryos betrifft. Bei Beginn der Luftatmung, bei dem die allgemeine Aufschwemmung der Muskulatur wieder nachlässt, wird die Flüssigkeit zum grössten Teil durch die Lungen ausgeschieden. POHLMAN schliesst dies besonders aus der Fähigkeit des frischgeschlüpften Hühnchens, 3 bis 4 Tage ohne Wasser auszukommen, aus der raschen Wasserabnahme und dem Mangel einer deutlichen Nierenexkretion unmittelbar nach dem Schlüpfen.

Das Schlüpfgewicht der Organe bei Nestflüchtern und Nesthockern

Mit dem Schlüpfgewicht der verschiedenen Organe bei den Vertretern der beiden Ontogenesegruppen hat sich PORTMANN (1938, 1942, 1947) mehrfach eingehend befasst und besonders die Tatsache hervorgehoben, dass bei den Nesthockern am Schlüpftag der prozentuale Anteil des Darmsystems am Körpergewicht gesteigert, der des Hirns vermindert ist und dass die Nestflüchter umgekehrte Verhältnisse zeigen. Das bereits erwähnte in bezug auf das Körperwachstum etwas schnellere embryonale Hirnwachstum bei rangniedrigen Vögeln führt zu entsprechend höheren relativen Hirngewichten am Schlüpftag.

Bei einer Zusammenstellung der relativen Organgewichte (unveröff. Tab. M) ist folgendes zu beachten (worauf auch PORTMANN, 1947, hingewiesen hat): Sowohl bei Nestflüchtern wie bei Nesthockern vergrössert sich das relative Hirngewicht mit der Verminderung der Körpergrösse einer Art. Streng genommen könnten also nur gleich schwere Vertreter der beiden Gruppen verglichen werden: z.B. die Wachtel (relat. Hirngew. am Schlüpftag: 6,2%) mit dem Alpensegler (2,94%), der Amsel (ca. 4%) und dem Star (3,4%); ferner der Goldfasan (5,3%) mit der Haustaube (2,4—2,8%) und der Rabenkrähe (3%). — Unter diesen Beispielen weisen die Nesthocker am Schlüpftag im allgemeinen höhere relative Darmgewichte auf (Passeres: ca. 11—15%) als der ihnen jeweils gegenübergestellte Vertreter der Nestflüchter (bei denen die Werte zum Teil beträchtlich unter 10% bleiben). — Die Sperlingsvögel mit einem niedrigen Schlüpfgewicht von 0,8—1,0 g (unveröff. Tab. M) zeigen ein ungewöhnlich hohes relatives Hirngewicht (7,2—8,6%). Hier gilt wiederum die Gesetzmässigkeit, dass unter den Warmblütern kleinere Arten unabhängig von der Organisationshöhe der Gruppe ein relativ grösseres Hirn (und auch grössere Augen) besitzen als verwandte grössere Arten.

SUTTER (1943) weist auf die Bedeutung des Schlüpftages in der Entwicklung des Phasianidengehirns hin: In den Grössenverhältnissen seiner Teile ist das Hirn des frischgeschlüpften Kükens dem Adultzustand schon recht nahe, und das Gesamthirn selbst hat schon 1/3 bis 1/5 seines Endgewichtes erreicht. Das Hirn der Passeres weist hingegen am Schlüpftag noch einen von der Endform sehr weit entfernten Zustand und erst 1/10 bis 1/20 seines Adultgewichtes auf. Für die Taube als Beispiel eines Nesthockers mit niedrigem Cerebralisationsgrad, deren embryonales Hirnwachstum ähnlich wie bei den Sperlingsvögeln verläuft, findet SUTTER weiterhin bezüglich Formzustand und Wassergehalt beträchtliche Ähnlichkeit mit dem Hirn ranghoher Nesthocker am Schlüpftag.

Die Prozentanteile am entsprechenden Adultgewicht, die die einzelnen Organe am Schlüpftag aufweisen, sind bei den einzelnen Arten recht verschieden. Sie zeigen, wie stark unter den Nestflüchtern beim frischgeschlüpften Huhn die Stoffwechselorgane und das Herz (für die Lunge standen uns keine Werte zur

Verfügung) in bezug auf ihr Endgewicht noch zurückgeblieben sind, während das Hirn in dieser Hinsicht weit fortgeschritten ist. Die Stockente nähert sich bezüglich ihres Hirns den Verhältnissen bei den Phasianiden, bezüglich ihrer Stoffwechselorgane (besonders Leber und Niere) und ihrer Kreislauf- und Atmungsorgane den von uns untersuchten Nesthockerarten. — In der Gruppe der Nesthocker übersteigen die Werte für das Hirn am Schlüpftag kaum 10% der späteren Adultwerte. Eine Ausnahme bildet hier die Taube mit 16,6%.

Ein Vergleich des Trockensubstanzgehaltes der Organe am Schlüpftag (unveröff. Tab. I und K) zeigt eine klare Sonderung zwischen Nestflüchtern und Nesthockern nur für das Hirn und für die Leber. Die Untersuchungen SUTTERS (1943) über die Trockensubstanz des embryonalen Vogelhirns wurden schon bei der Charakterisierung der Embryonalperiode erwähnt. Am Schlüpftag ist der Trockensubstanzgehalt des Nestflüchterhirns infolge der weiter fortgeschrittenen Myelinisation mit 15—16% deutlich höher als beim Hirn der Nesthocker (8—12%, in wenigen Fällen gegen 13%). SCHIEFERLI (1948) bestätigt durch die Ergebnisse seiner Untersuchungen über Markscheidenbildung im Vogelhirn diese Unterschiede im Entwicklungsgrad des Hirns bei Nestflüchtern und Nesthockern: Am Schlüpftag sind beim Huhn und bei der Wachtel, trotz verschieden langer Brutzeit dieser beiden Arten, schon in allen Hirnteilen Markscheiden ausgebildet, während sie bei Star und Elster erst im Stammrest vorhanden sind.

Bei der Leber der untersuchten Nesthocker überschreitet der Trockensubstanzgehalt am Schlüpftag in keinem Fall 30%, während bei den Nestflüchtern die entsprechenden Werte zwischen 30 und 40% liegen (unveröff. Tab. I und K). Dieser Unterschied zwischen den beiden Ontogenesegruppen kann vielleicht in Zusammenhang gebracht werden mit der dem grösseren Energiebedarf des aktiven Nestflüchterjungen angepassten höheren Glykogenspeicherung.

Luise SCHMEKEL (1962) stellte auch hinsichtlich der Blutbildung in der Leber einen wichtigen Gegensatz fest: Bei den Nestflüchtern fehlt eine Lebererythropoiese, während sie bei den Nesthockerarten vorhanden ist. Sie setzt bei den Passeres 1—3 Tage vor dem Schlüpfen ein und dauert bis zum Ende der ersten Postembryonalwoche. Bei Wellensittich, Alpensegler und Taube beginnt sie am Schlüpftag selbst und setzt sich postembryonal noch lange und kräftig fort.

Der Schlüpftag als wichtiger Zeitpunkt des Übergangs vom embryonalen zum postembryonalen Leben, mit dem die beiden extremen Ontogeneseformen sowie Zwischenformen manifest werden, lässt ausser der von uns behandelten verschiedenen Gewichtsentwicklung bestimmter Organe noch viele andere Unterschiede morphologischer und physiologischer Natur erkennen, mit denen sich frühere Arbeiten befasst haben. Von neueren Ergebnisse seien hier nur folgende erwähnt: Nach den Untersuchungen von SCHMEKEL (1962) beginnt die Erythropoiese im roten Mark (Femur) bei den Nesthockern am Schlüpftag, bei den Nestflüchtern lange vorher, d.h. schon am 14. e-Tag. (Das Fehlen einer Lebererythropoiese bei den Nestflüchtern wurde bereits erwähnt.) — Teresa ROGULSKA (1962) prüfte die embryonale Entwicklung des Skeletts bei Vertretern ver-

schiedener Ontogeneseformen und fand am Schlüpftag wichtige Unterschiede, die hauptsächlich die für die aktiven Bewegungen der Nestlinge massgebenden Skeletteile betreffen: Z.B. beträgt der Ossifikationsgrad des Beines beim Huhn 79%, bei der Möwe 77% und bei der Rabenkrähe 53%. — SCHIESS (1963) analysierte die Verhältnisse bei den Extremitäten schlüpfender Nestflüchter und Nesthocker und fand klare Zusammenhänge zwischen den jeweils vorliegenden unterschiedlichen Proportionen und den am Schlüpftag auf verschiedene Weise einsetzenden Funktionen der Extremitäten bei beiden Ontogeneseformen.

C. Die Postembryonalperiode

a). Der Begriff der Postembryonalzeit
(vgl. auch Kapitel VI)

SUTTER (1943) definiert die Postembryonalperiode der Vögel als gesamten Zeitabschnitt vom Schlüpfmoment bis zum Wachstumsabschluss und nimmt dabei eine Unterteilung in eine präjuvenile und eine juvenile Phase vor:

1). Die präjuvenile Periode, beginnend mit dem Schlüpftag, ist beim Nesthocker durch starke Abhängigkeit vom Altvogel, rasches Wachstum und noch fehlende Flugfähigkeit charakterisiert. Die Präjuvenilzeit kommt dem Begriff der Postembryonalzeit des Nesthockers i.e. S. gleich. — Der Nestflüchter steht nach dem Schlüpfen der eigentlichen Juvenilform schon sehr nahe und ist in der Postembryonalzeit nur relativ geringfügigen Veränderungen unterworfen, so dass von einer scharfen Trennung zwischen einer früheren Präjuvenil- und einer folgenden Juvenilphase nicht gesprochen werden kann.

2). In der juvenilen Periode hat der Jungvogel seine Flugfähigkeit und Unabhängigkeit erreicht und ist nun in seiner Erscheinung und Lebensweise dem Altvogel sehr ähnlich. —

Die Verhältnisse sind jedoch komplexer, als es diese Definition wiedergibt: Unter den Nesthockerarten ist die Dauer des ersten Abschnittes der Postembryonalzeit sehr variabel, worauf auch HEINROTH (1922) hinweist. Ferner kann diese präjuvenile Periode wiederum in sich selber gegliedert sein (wie es z.B. bei Amsel und Star der Fall ist). Andererseits kann auch bei Nestflüchtern ein besonderer Präjuvenilabschnitt in Erscheinung treten, so z.B. bei der Stockente, wie wir im folgenden Kapitel noch sehen werden.

b). Das postembryonale Organ- und Körperwachstum

Beim Vergleich des postembryonalen Wachstums von Huhn und Taube erklärt KAUFMAN (1930) das schnellere Wachstum bei der Taube z.T. aus der schon am Schlüpftag günstigeren quantitativen Korrelation zwischen energiegewinnenden Organen und dem übrigen Körper. Zu den „inneren Wachstumsfaktoren" (Funktion und Korrelation der Organe untereinander, Differenzierung

der Zellen) treten im Verlauf der Postembryonalzeit „äussere Wachstumsfaktoren". Bei der Taube findet sich ein steiler Anstieg der Gewichtskurve bald nach dem Schlüpfen und der Eintritt der Inflexion schon während des ersten Monats; beim Huhn erscheint die Inflexion der Kurve erst zwischen dem 3. und 4. Monat und viel weniger deutlich. Mit dem Schlüpftag tritt ein jäher Wechsel der vorher bei beiden Arten fast identischen prozentualen Wachstumsgeschwindigkeit ein, d.h. beim Huhn fällt sie ab, während sie bei der Taube in der ersten Postembryonalwoche stark ansteigt.

Vom zweiten Monat an zeigt dann die Taube eine wesentlich langsameres Körperwachstum als das Huhn. Nach KAUFMAN hängt die Lage der Kurveninflexion ebenso wie die prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit bei beiden Arten weitgehend von äusseren Faktoren, besonders von der Ernährung, ab. In den ersten Postembryonalwochen sind die Ernährungsbedingungen bei Taube und Huhn ausserordentlich verschieden: Die passive Ernährung durch reichliche Futterversorgung aus dem Kropf der Eltern ermöglicht der jungen Taube einen Energiegewinn für den Wachstumsprozess und entsprechend rasches Wachstum, während das Hühnchen durch seine aktive und weniger reichliche Ernährung entsprechend viel Energie verliert. Diese Lebensweise ändert sich beim wachsenden Huhn auch in der späteren Postembryonalzeit nicht, und seine Wachstumskurve zeigt demgemäss einen flacheren und gleichmässigeren Anstieg als bei der Taube, die während der dritten Postembryonalwoche mit dem Übergang zu selbständiger Ernährung und bald darauf folgendem Erwerb der Flugfähigkeit einer krassen Umstellung ihrer Lebensweise unterliegt; sie äussert sich im plötzlichen starken Absinken der Wachstumsgeschwindigkeit, das durch den scharfen Knick in der Wachstumskurve eingeleitet wird.

Die Bezeichnung „äussere Wachstumsfaktoren", wie sie KAUFMAN für die besondere Lebens- und Ernährungsweise der beiden verglichenen Arten anwendet, scheint uns dem Sachverhalt nicht ganz gerecht zu werden. Die Abhängigkeit von bestimmten Existenzbedingungen (Brutpflege durch die Eltern), wie sie bei der Taube im Gegensatz zum Huhn vorhanden ist, ist genetisch verankert und wird in der besonderen Ontogeneseform des Nesthockers manifest, in die auch das jeweilige Verhalten der Altvögel eng miteinbezogen ist; es handelt sich somit bei der unterschiedlichen Ernährungs- und Lebensweise von Huhn und Taube um viel mehr als bloss um „äussere Wachstumsfaktoren". PORTMANN (1938*a*) weist mit besonderem Nachdruck auf die Komplexität dieser Zusammenhänge gegenüber der rein physiologisch orientierten Betrachtungsweise hin.

Unserem Aspekt kommt KAUFMAN (1930, 1962) andererseits entgegen, wenn sie am Beispiel der Taube aufzeigt, dass der frischgeschlüpfte spärlich bedunte, blinde und dem erwachsenen Tier sehr unähnliche Jungvogel als „Larve" bezeichnet werden kann und dass die tiefgreifenden Veränderungen in Körperbau und Lebensweise, denen der junge Nesthocker mit beginnender Selbständigkeit

und Flugfähigkeit unterworfen wird, einer Metamorphose (wie sie z.B. die Amphibien zeigen) gleichgesetzt werden kann. Auch PORTMANN (1935, 1938*b*) betrachtet bei den Vertretern seiner Ontogenesestufen VI und VII das Nesthockerjunge mit seinen „larvalen Instinkten" unter diesem Gesichtspunkt und verwendet für die postembryonale Veränderung der Lebensform vergleichsweise ebenfalls den Begriff „Metamorphose"; dabei betont er, dass im Laufe der Evolution auch das Elterntier mehr und mehr von Caenogenesen erfasst wurde, wodurch das für die frühe Postembryonalentwicklung des Nesthockerjungen unentbehrliche überindividuelle Gefüge zwischen Jung- und Alttier entstehen konnte.

SUTTER (1943) geht bei seinen vergleichenden Untersuchungen über das postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln zugleich auf das Wachstum des Gesamtkörpers und der übrigen Organe ein. Er weist darauf hin, dass auch bei Jungvögeln, die wie bei den Phasianiden den Altvögeln schon sehr ähnlich sind, Proportionsverschiebungen der Organgrössen im Vergleich zum Adultzustand zu beobachten sind und das postembryonale Wachstum der einzelnen Organe deshalb auch hier allometrisch verlaufen muss, wenn auch in einer Art gleichsam primär bedingter Allometrie, gegenüber der die wesentlich komplexeren Verhältnisse bei den Nesthockern als abgeleitet betrachtet werden können. — Die Passeres als extrem abhängiger Nesthockertyp sind charakterisiert durch ein auf sehr kurze Zeit nach dem Schlüpfen zusammengedrängtes Gewichtswachstum, das mit Erreichen der Flugfähigkeit im wesentlichen abgeschlossen ist. Das rasche Anfangswachstum der Verdauungs- und Exkretionsorgane dient vor allem der reinen Substanzvermehrung; gleichzeitig steht ihm ein geringer Differenzierungsgrad der Organe des animalen Systems (Hirn und Brustapparat) gegenüber. Aus diesem Gegensatz ergibt sich in der Präjuvenilzeit eine hochgradige Allometrie, die nicht mit den Verhältnissen bei den Phasianiden verglichen werden kann. — Für die als weiterer Nesthocker zum Vergleich herangezogene Haustaube stellt SUTTER eine ebenso extreme Steigerung des präjuvenilen Wachstums von Verdauungs- und Exkretionsorganen und einen im wesentlichen gleichartigen Verlauf des Körperwachstums wie bei den Passeres fest. Für das postembryonale Hirnwachstum ergeben sich jedoch neben für Nesthocker allgemein gültigen Gemeinsamkeiten auch deutliche Unterschiede zwischen der Taube als rangniedrigem und dem Sperlingsvogel als ranghohem Nesthocker. Während das embryonale Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper und das relative Hirngewicht bei beiden Nesthockertypen gleich sind, kommen in der Präjuvenilzeit gruppentypische Verschiedenheiten zum Ausdruck, so ein höherer Wachstumsertrag und stärkere Formveränderungen beim Hirn der ranghöheren Arten. — Beim Vergleich des postembryonalen Hirnwachstums bei Passeres und Phasianiden kommt SUTTER zu dem Ergebnis, dass das Hirn der Sperlingsvögel am Ende der Präjuvenilzeit hinsichtlich Trockensubstanzgehalt und Annäherung an die Adultform etwa dem Entwicklungszustand des Hühnervogelhirns am

Schlüpftag entspricht; gewichtsmässig steht aber das Sperlingsvogelhirn im erwähnten Vergleichszeitpunkt seinem Adultzustand schon viel näher.

Die Ergebnisse unserer eigenen Untersuchungen über das postembryonale Organwachstum bei Nestflüchtern und Nesthockern sind bereits in Kapitel III verglichen worden. — Tabelle 23 gibt noch einen Überblick über die postembryonale Wachstumsdauer der einzelnen Organe und des Körpergewichtes jeder Art bis zum Erreichen (bzw. bereits Überschreiten) der Adultgewichte. Es lassen sich daraus aber nur annähernd vergleichende Schlüsse auf die postembroynale Gesamtwachstumsgeschwindigkeit ziehen, da die prozentualen Anteile am Adultgewicht, welche die einzelnen Organe am Schlüpftag bereits erreicht haben, teilweise recht verschieden hoch sind.

Der Zeitpunkt, zu dem die Adultwerte für Körper und Organe auftreten, konnte nicht in allen Fällen genau ermittelt werden ([—] in Tab. 23). Bei der Taube wird der Adultwert des Körpergewichtes erst nach dem 65. Tag erreicht, beim Sperling jedenfalls erst nach dem 25. Tag; bei der Amsel tritt er möglicherweise zwischen dem 60. und 100., beim Star zwischen dem 50. und 120. Tag auf.

Das Herz wächst bei den Nesthockern (abgesehen vom Wellensittich) von allen Organen am längsten: Im Rahmen der uns zur Verfügung stehenden Postembryonalstadien konnte der Adultwert bei Alpensegler, Sperling und Star noch nicht beobachtet werden; dasselbe gilt für Lunge, Hirn und Augen des Sperlings, die alle ihr Adultgewicht erst nach dem 25. pe-Tag erreichen. Auch das Wachstum der Augen ist nur bei Wellensittich und Amsel um den 25. bzw. 30. Tag beendet, bei den übrigen Arten wesentlich später.

In bezug auf das schon sehr langsame und sich über eine grosse postembryonale Zeitspanne erstreckende Körperwachstum kann das Hirn des Nestflüchters (z.B. beim Huhn) noch beträchtlich langsamer wachsen, um sein Adultgewicht sogar schon etwa drei Monate vor dem Gesamtkörper zu erreichen. Die Nesthocker hingegen sind gezwungen, ihr am Schlüpftag in bezug auf das Endgewicht wesentlich kleineres Hirn durch schnelleres postembryonales Wachstum im allgemeinen in bedeutend kürzerer Zeit bis zum Adultwert zu vermehren. Das Hirn der Stockente benötigt eine ähnlich lange Zeit bis zum Erreichen des Adultgewichtes wie das Hirn von Alpensegler und Taube. Trotzdem kann dieses Organ bei der Ente im Vergleich zu deren Gesamtkörper während der ganzen Postembryonalzeit sehr viel langsamer wachsen ($\alpha = 0{,}35$) als bei den erwähnten Nesthockern, denn es zeigt bereits am Schlüpftag mit 25,3% einen recht hohen Anteil an seinem Adultgewicht. — Bei Alpensegler und Taube erreicht das Hirn erst am ca. 50. bzw. 65. Tag sein Adultgewicht. Für Wellensittich, Amsel und Star stimmt der Abschluss des Hirnwachstums um den Zeitpunkt von ca. 20 Tagen auffallend überein; das Hirngewicht des Sperlings hat hingegen mit 20—25 Tagen erst 87% seines Adultgewichtes erreicht.

TABELLE 23.

Postembryonale Entwicklungszeiten in Tagen bis zum Erreichen der adulten Organgewichtswerte

	Total-gewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen	Nestlings-zeit	Präjuvenil-periode
Nestflüchter:										
Gallus domesticus (n. LATIMER, 1924)	260	160-180	260	260	260	260	180	260	—	♂ 130 (Abschluss des Schwingen-wachstums)
										♀ 105
Anas platyrhynchos	60	30	30	30	60	40	60	[100]	—	60
Nesthocker:										
Melopsittacus undul.	25	10	20	8	25	25	20	25	30—35	30—35
Apus melba	30	25	15—17	25	[—]	25	[50]	[—]	45	57
Columba domestica	[—]	10	9—10	7—8	[65]	[40]	65	[—]	ca 20	20
Turdus merula	100	[40]	10	10	100	100	20	30	13—14	35
Passer domesticus	[—]	8—10	14—15	14—15	[—]	[—]	[—]	[—]	13–16(17)	17
Sturnus vulgaris	[—]	6—7	6—7	9—10	[—]	19—22	19	120(?)	19—21	28

Bei den eingeklammerten Zahlen handelt es sich um Zeitpunkte, zu denen der adulte Gewichtswert *annähernd* erreicht wird. — Bei [—] konnte im Rahmen des verfügbaren Materials kein postembryonaler Termin für den Eintritt der adulten Gewichtswerte festgestellt werden.

Versucht man, die in Tab. 23 aufgeführten Zahlen in Zusammenhang zu bringen mit der Dauer der Nestlingszeiten und der nach ihrem Abschluss beginnenden stark veränderten Lebensweise bei den Nesthockerarten, so lässt sich im Überblick folgendes feststellen: Zwischen dem Ende der Nestlingszeit, durch das meistens auch das Ende des ersten Abschnitts der Postembryonalzeit, der Präjuvenilphase, markiert ist, und dem Zeitpunkt, zu dem bei den einzelnen Arten die Adultgewichte von Körper und Organen erreicht werden, besteht kein konstantes Verhältnis, sondern es zeigt sich hier eine beträchtliche Vielfalt: Auftreten des Adultgewichtes für den Gesamtkörper teilweise in der zweiten Hälfte der Nestlingszeit, teilweise erst nach deren Abschluss, für die Stoffwechselorgane früher oder später innerhalb der Nestlingszeit und für die übrigen Organe wiederum zum Teil vor, zum Teil nach dem Verlassen des Nestes durch die betreffenden Jungvögel. – Daraus ergibt sich, dass das Ende der Postembryonalperiode nicht ohne weiteres durch den „Wachstumsabschluss" bezeichnet werden kann, wie es nach der Definition von SUTTER (1943) geschieht: Das Wachstum des Körpers und vor allem der Organe wird beim noch abhängigen Jungvogel oft schon lange vor dem Ende der Nestlingszeit, also noch in der Präjuvenilphase, abgeschlossen.

c). Das postembryonale Übergewicht

Unter dem postembryonalen Übergewicht (PORTMANN, 1935, 1937, 1942, 1955) verstehen wir das Körper- oder Organgewicht, welches das betreffende Adultgewicht bei einer Art im Verlauf der postembryonalen Entwicklung überschreitet; es kann sich allmählich zu einem Maximalwert steigern und dann wieder auf oder unter den Adultwert absinken; auch können sich für ein Organ durch den Wechsel von Gewichtszunahme und -abnahme mehrmals hintereinander solche Übergewichte einstellen. — PORTMANN (1955) macht verschiedene Faktoren für das Auftreten solcher postembryonaler Übergewichte bei Nesthockern verantwortlich: z.B. das rasche Wachstum der Stoffwechselorgane, durch das ein entsprechendes Übergewicht von Darm und Leber entsteht, ferner bei manchen Arten die Bildung von Reservedepots durch Fettablagerungen in verschiedenen Organen oder auch die Kombination beider Möglichkeiten.

Von den eigentlichen postembryonalen Übergewichten sind die sog. postembryonalen Höchstgewichte zu unterscheiden: Körper- und Organgewichte, die sich während der postembryonalen Entwicklung einer Art stark dem jeweiligen Adultgewicht nähern oder es erreichen, es jedoch nicht überschreiten. Sie sinken in der folgenden Zeit wieder ab und können später noch mehrmals auftreten, bevor das erreichte Adultgewicht konstant bleibt.

Das postembryonale Übergewicht bei Sperlingsvögeln wurde schon von BUFFON beobachtet und zu deuten versucht. Er schreibt in seiner „Histoire naturelle des Oiseaux" (1792) in einem Kapitel über die Schwalben (T. 12, pp. 274): „Ce qu'il y a de singulier, c'est que les petits pèsent plus que les père et mère: cinq petits qui n'avoient encore que le duvet, pesoient ensemble trois onces, ce qui faisoit pour chacun trois cents quarante-cinq grains, au lieu que les père et mère ne pesoient à eux deux qu'une once juste, ce qui faisoit pour deux cents quatre-vingt-huit grains; les gésiers des petits étoient distendus par la nourriture, au point qu'ils avoient la forme d'une cucurbite, et pesoient ensemble deux gros et demi ou cent quatre-vingt grains, ce qui faisoit trente-six grains pour chacun; au lieu que les deux gésiers des père et mère, qui ne contenoient presque rien, pesoient seulement dix-huit grains les deux, c'est-à-dire, le quart du poids des autres; leur volume étoit aussi plus petit à-peu-près dans la même proportion; cela prouve clairement que les père et mère se refusent le nécessaire pour donner le superflu à leur petits, et que dans le premier âge les organes prépondérants sont ceux qui ont rapport à la nutrition, de même que dans l'âge adulte, ce sont ceux qui ont rapport à la reproduction. J'ai observé la même disproportion et dans les gésiers et dans les intestins des jeunes moineaux, rossignols, fauvettes, etc."

STRESEMANN (1927-1934) erwähnt, dass „die Gewichtskurve der *meisten jungen ‚Nesthocker'* zunächst ein wenig über das Endgewicht ansteigt. Der Kurvengipfel fällt in die Zeit, welche dem Verlassen des Nestes unmittelbar vorausgeht, und zeigt an, dass der Organismus reichlich Reservestoffe gespeichert hat, die eine weitere Nahrungsaufnahme zunächst überflüssig machen und bei der nun folgenden höheren Muskeltätigkeit bald angegriffen werden."

Im „New dictionary of Birds" (ed. A. Landsborough THOMSON, 1964) wird die Erscheinung des postembryonalen Übergewichtes anderen bei Vögeln vorkommenden Gewichtszunahmen gegenübergestellt: „There may also be differences in weight between adults and full-grown young. In some species, particularly of sea birds, the young put on fat before leaving the nest, and this presumably helps them to survive the difficult post-fledging period; in the Fulmar *Fulmarus glacialis*, for instance, the young bird may be as much as 1¼ times as heavy as an adult. However, before or shortly after leaving the nest, the birds lose this extra weight. The weights of individuals vary considerably in the course of the year. In general, birds tend to increase in weight before migration and before breeding. In the former case, the increase is due to the deposition of special migratory fat, and the amount laid down seems to be proportional to the distance that the bird has to travel in a single flight. Increase in weight (presumably due to the deposition of fat) also occurs before the moult in some species. This is particularly marked among birds such as penguins (Spheniscidae), which may remain ashore (without feeding) for up to 5 weeks, and may then lose up to 50 per cent of their body-weight while moulting (RICHDALE)."

Auf die Verhältnisse bei Pinguinen geht SUTTER (1952) aufgrund der Beobachtungen von WACKERNAGEL (1952) bei der Aufzucht von Brillenpinguinen ein: Während bei anderen Pinguinarten kein Übergewicht im Verlauf der Postembryonalzeit eintritt, überschreitet der Brillenpinguin *(Spheniscus demersus)* im Alter von 3—4 Monaten sein Adultgewicht um 75%. Dieses Übergewicht beginnt erst einzutreten, wenn das Jugendkleid des Vogels schon fast vollständig ausgebildet ist, und wird von SUTTER als „juveniles Übergewicht" bezeichnet — im Gegensatz zum echten „präjuvenilen Übergewicht", das bei vielen Nesthocker-

arten sein Maximum vor oder während der Periode intensivsten Federwachstums erreicht, gewissermassen eine Wachstumsreserve darstellt und hier im Zentrum unserer Betrachtung steht.

Auch PORTMANN (1955) weist darauf hin, dass in unseren Breiten bei vielen Vogelarten im Herbst ein Höchstgewicht entstehen kann, das nicht im eigentlichen Sinne postembryonal (= präjuvenil), sondern „juvenil" ist. — Bereits 1937 hat PORTMANN die Erscheinung des postembryonalen Übergewichtes am Beispiel des Rosenpelikans ausführlich behandelt, bei dem in der 9. Woche ein Maximum erreicht wird. Die in der folgenden Zeit wieder absinkende Gewichtskurve ist um den 98. Tag auf dem tiefsten Stand angelangt, gleichzeitig mit dem Abschluss des Handschwingenwachstums. Beim Pelikan und anderen Arten kann die Bedeutung dieses Übergewichtes nicht in der Anhäufung von Reservestoffen gesehen werden. Auch während der starken Gewichtszunahme wird hier die Fütterung der Jungen durch die Altvögel fortgesetzt, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Sturmvögeln (Tubinares), wo die Jungen nach dem Erreichen des Maximalgewichtes häufig vom Altvogel verlassen werden und so auf eine Nahrungsreserve angewiesen sind. Die verschiedene Bedeutung des Phänomens wird aus solchen Vergleichen ersichtlich. Das postembryonale Übergewicht tritt auch nicht ausschliesslich in der Zeit kurz vor dem Verlassen des Nestes auf, sondern sein Maximalwert kann auch in der mittleren Postembryonalzeit (= Präjuvenilzeit) erreicht werden, in der noch keine Umstellung hinsichtlich der Ernährung und Lebensweise der Jungvögel erfolgt.

BUSSMANN (1937) versucht aufgrund seiner Beobachtungen an wachsenden Schleiereulen ebenfalls eine Deutung des postembryonalen Übergewichtes, das bei dieser Art zweimal auftritt, und zwar zuerst um den 30.—35. Tag und nach folgender Abnahme vom 35. bis 48. Tag zum zweitenmal um den 51./53. Tag. Bis zum 65. Tag, dem Zeitpunkt des Ausfliegens, erfolgt dann eine erneute Abnahme. Das Absinken zwischen beiden Höchstgewichten bringt BUSSMANN mit dem besonders hohen Substanzverlust während der maximalen Ausbildung des definitiven Gefieders in Zusammenhang und den Anstieg zum zweiten Übergewicht mit der Ausbildung der schweren Flugmuskulatur. Der folgende Abstieg zum arttypischen Gewicht wird vom Autor in Beziehung gesetzt zu der um diese Zeit beginnenden stärkeren Aktivität des Jungvogels. Die Hauptbedeutung wird hier dem ersten postembryonalen Übergewicht zugemessen: Eine Anhäufung von Substanzen, die sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit der unmittelbar darauf folgenden Gefiederbildung steht. —

Von besonderem Interesse ist die Frage, welche Organe neben dem Körper oder unabhängig von ihm ein postembryonales Übergewicht erreichen und was die Ursache dafür sein könnte. PORTMANN (1942) stellte unter den Gressores beim Graureiher *(Ardea cinerea)* um den 17. Tag ein Übergewicht für die Leber fest; auch die Niere hat zu diesem Zeitpunkt bereits ihr Adultgewicht erreicht,

während der Gesamtkörper und die übrigen Organe noch beträchtlich zurückgeblieben sind. —

KAUFMAN (1927) und KAUFMAN und NOWOTNA (1934) haben sich durch ihre Untersuchungen über das Wachstum und die chemische Zusammensetzung der Leber bei Tauben mit der Frage eines solchen Übergewichtes einzelner Organe befasst. In der Annahme, dass es sich, analog den Verhältnissen bei gemästeten bzw. hungernden Tieren, bei den während des Wachstums der Leber beobachteten Grössenveränderungen ebenfalls um eine Anhäufung und Erschöpfung von Reservematerial handelt, wurde bei wachsenden und ausgewachsenen Tauben der Gehalt an Wasser, Eiweiss, Fett und Glykogen in der Leber untersucht. Der Vergrösserung des Zellvolumens während der ersten 5 Tage folgt eine Periode intensiver Zellteilung, nach deren Abschluss das Gewicht der Leber aber weiterhin ansteigt, bedingt durch die sich fortsetzende starke Vergrösserung ihrer Zellen. Die folgende Gewichtsabnahme geht dann mit einer Verkleinerung der Leberzellen einher. Hinsichtlich des chemischen Wachstums der Leber während der ersten Wachstumsperiode (Zellvermehrung) ist die Zunahme von Wasser und Eiweiss viel stärker, diejenige von Glykogen geringer als in der zweiten Periode (Zellvergrösserung). Der relative Fettgehalt sinkt im Verlauf des Leberwachstums stetig. Nach der 6. Woche verkleinert sich die Leber, und im Adultzustand weist sie ein Gewicht auf, wie es für dieses Organ beim siebentägigen Nestling vorkommt. Die Leberzellen erwachsener Tauben zeigen nur ein wenig grösseres Volumen als bei frischgeschlüpften Tieren; die während der postembryonalen Volumenvergrösserung der Zellen angehäuften erwähnten Stoffe dienen also vorübergehend als Reservematerial. „Die Gewichtsveränderungen der Leber wachsender Tauben stellen demnach eine komplizierte Erscheinung dar, die einerseits auf 'wahrem Wachstum', andererseits auf Veränderungen des Gehaltes an Reservestoffen beruht."

KAUFMAN (1962) betont, dass die Gewichtsverminderung bei den stark vergrösserten Organen beginnt, bevor der Jungvogel noch das Nest verlassen hat, und nur wenige Tage (28.—32. Tag) anhält. Eine teilweise Erklärung für diese Annahme sieht sie in äusseren Faktoren: Weniger intensive Fütterung durch die Altvögel, die sich für die nächste Eiablage und das Brutgeschäft vorbereiten, und stärkere Aktivität des Jungen nach Verlassen des Nestes. Da aber neben dieser Gewichtsverminderung bei Leber und Darm z.B. der *Musculus pectoralis* weiter zunimmt, kann nicht nur die veränderte Ernährungsweise für die Abnahme der Organe verantwortlich gemacht werden; KAUFMAN nimmt vielmehr in dieser kritischen Zeit die Mitwirkung einer verstärkten Thyroxin-Ausscheidung an, auf welche der erwähnte Muskel und die beiden Organe verschieden reagieren.

Die Ergebnisse unserer eigenen Untersuchungen über das postembryonale Übergewicht von Gesamtkörper und Organen sind in Tabelle 24 zusammengestellt. Dabei handelt es sich jeweils um die erreichten Maximalwerte; das eigentliche Überschreiten des Adultgewichtes ist besonders bei Darm und Leber bei den meisten Arten schon 5 bis 10 Tage vor dem angegebenen Zeitpunkt zu beobachten.

Unter den Nestflüchtern fehlt beim Huhn diese Erscheinung vollständig. Beim Ringfasan *(Phasianus colchicus torquatus)* stellte KIRKPATRICK (1944) das Adultgewicht überschreitende Werte für den Gesamtkörper (210 Tage), für Muskelmagen, Niere und Leber (130–140 Tage) und für die Lunge (150 Tage)

fest, die innerhalb der folgenden 30 Tage wieder vermindert, d.h. auf den endgültigen Adultwert herabgesetzt werden. Dieses Phänomen bei einem Hühnervogel kann wohl nicht ohne weiteres verglichen werden mit den viel früher in Erscheinung tretenden Übergewichten bei der Stockente als weiterem Nestflüchter. Während PORTMANN (1942) bei einem anderen Vertreter der Anseres, dem Höckerschwan (*Cygnus olor*) keinerlei Anzeichen eines postembryonalen Übergewichtes für den Gesamtkörper fand (in der Periode der stärksten Ausbildung des Fluggefieders, d.h. um 100 140 Tage, bleibt das Körpergewicht hier konstant, und mit erlangter Flugfähigkeit ist die Körpermasse noch weit vom adulten Mittelgewicht entfernt), stellen wir für die Stockente im Zeitpunkt ihrer beginnenden Flugfähigkeit, mit 60 Tagen, bereits das adulte Körpergewicht und 40 Tage später ein Übergewicht fest, das am 120. Tag wieder wenig unter 100 % abgesunken ist. — Bei *Anas platyrhynchos* erreichen die Stoffwechselorgane um den 30. Tag und die Lunge um den 40. Tag erstmals ihre Übergewichte. Beträchtliche Zeit vor Abschluss des Gefiederwachstums, d.h. mit 40 Tagen, weisen Darm und Leber der Ente die Maximalwerte ihrer Gewichte auf, die als Wachstumsreserve während der intensiven Federentwicklung und damit auch als echte postembryonale Übergewichte, wie sie bei den Nesthockern vorkommen, betrachtet werden können. Die bei der Stockente mit 100 Tagen zum zweitenmal auftretenden Übergewichte von Herz und Lunge hängen vielleicht mit der nun begonnenen Flugtätigkeit zusammen. Dieselbe Erscheinung bei Darm und Leber am 60. bzw. 80. Tag ist nicht ohne weiteres zu erklären. — „Postembryonale Höchstgewichte" (wie wir sie oben definiert haben) treten bei der Stockente für den Gesamtkörper und erstmals für das Hirn am 60. Tag auf, und es kann hier, wenigstens für den Körper, möglicherweise ein Zusammenhang angenommen werden zwischen der mit nun erreichter Flugfähigkeit beginnenden stärkeren Beweglichkeit und der folgenden erneuten Gewichtsabnahme. —

Unter den Nesthockern ist der Wellensittich dadurch gekennzeichnet, dass seine sämtlichen Organe (mit Ausnahme der Augen) beträchtliche Zeit vor dem Flüggewerden des Jungvogels maximale Übergewichte erreichen, darunter die Stoffwechselorgane am frühesten. Für den Gesamtkörper tritt ein entsprechendes Übergewicht erst am 70. Tag ein; zur gleichen Zeit weisen Herz, Lunge und Hirn zum zweitenmal ein maximales Übergewicht auf und bedingen hierdurch vielleicht das hohe Körpergewicht. - Der Alpensegler erreicht die Maxima für alle 3 Stoffwechselorgane einheitlich mit 25 Tagen, also in der ersten Hälfte der 57 Tage dauernden Nestlingszeit. Die beiden Maxima für die Lunge, die beim Nestling ja noch nicht im Zusammenhang mit einer intensiveren Funktion dieses Organs gesehen werden können, haben ihre Ursache vielleicht in der reichlichen Ernährung durch die Altvögel. — Bei der Taube stellen wir für alle Stoffwechselorgane maximale Übergewichte zunächst am 20. Tag fest, also kurz vor dem Zeitpunkt, zu dem das Nest verlassen wird. KAUFMAN (1962) findet für die Leber

TABELLE 24.

Postembryonale Übergewichte (= Maximalwerte) bei Gesamtkörper und Organen
(Tage nach dem Schlüpfen)

	Totalgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Nestflüchter : *Anas platyrhynchos*	100	1) 40 2) 60	1) 40 2) 80	60	1) 60 2) 100	1) 60 2) 100	—	—
Nesthocker : *Melopsittacus und.*	70	20	20	1) 10 2) 25 3) 40	1) 25 2) 70	1) 25 2) 70	1) 25 2) 70	50
Apus melba	—	25	25	25	—	1) 25 2) 35	—	—
Columba domestica	—	1) 20 2) 40	20	1) 20 2) 40	—	—	—	—
Turdus merula	100	—	(100)	1) 10 2) 30 3) 100	—	—	1) 30 2) 60	—
Passer domesticus	—	1) 14—15 2) 20—25	1) 14—15 2) 20—25	1) 14—15 2) 20—25	—	—	—	—
Sturnus vulgaris	—	1) 10 2) 120	1) 11—12 2) 16 3) 25 4) 120	1) 28 2) 120	—	—	50	—

der Taube mit 21 Tagen ebenfalls ein Maximum an Gewicht, für den Darmtractus hingegen erst am 28. Tag. Bei diesem Organ müsste also die Gewichtszunahme erst nach dem Verlassen des Nestes beginnen, nicht vorher, wie die Autorin betont. Das adulte Körpergewicht wird nach ihren Feststellungen ebenfalls mit ca. 30 Tagen erreicht. In früheren Untersuchungen haben KAUFMAN und NOWOTNA (1934) für die Leber der Taube im Alter von 6 Wochen ein im Vergleich zum Adultwert beträchtliches Übergewicht gefunden, das wir bei unseren eigenen Ergebnissen nicht feststellen können. Hingegen finden wir um diesen Zeitpunkt für Darm und Niere einen zweiten Anstieg zu Übergewichten. — Bei der Amsel zeigt lediglich die Niere innerhalb der Nestlingszeit ein eigentliches postembryonales Übergewicht. Hingegen weisen der Darm und die Leber am 8. bzw. 10. Tag Höchstgewichte auf (Tab. 25), die hier vielleicht dieselbe Bedeutung haben wie das Übergewicht bei der Niere. Das Hirn fällt durch seine das Adultgewicht überschreitenden Werte am 30. und 60. Tag auf, während das Körpergewicht erst mit 100 Tagen seinen Adultwert erreicht (möglicherweise schon vorher, was wir durch Fehlen der Stadien zwischen 60 und 100 Tagen nicht feststellen konnten). — Die Stoffwechselorgane des Sperlings haben alle mit 14—15 Tagen ein echtes postembryonales Übergewicht erreicht. Gesamtkörper und Lunge zeigen um diese Zeit lediglich ein Höchstgewicht, das aber noch beträchtlich unter dem

TABELLE 25.

Vorkommen postembryonaler Höchstgewichte bei Gesamtkörper und Organen
(Tage nach dem Schlüpfen)

	Total-gewicht	Darm	Leber	Herz	Lunge	Hirn
Nestflüchter: *Anas platyrhynch.*	60					1) 60 2) 100
Nesthocker: *Melopsittacus und.*	25					
Apus melba	30			25		
Columba domestica					1) 20 2) 40	
Turdus merula		1) 8 2) 40	10		1) 20 2) 40	
Passer domesticus	14—15				14—15	
Sturnus vulgaris	1) 11—12 2) 16—17			1) 11—12 2) 16—17 3) 53	1) 13—15 2) 19—22 3) 28	

Adultwert liegt. Nach 20—25 Tagen weisen die Stoffwechselorgane zum zweitenmal ein Übergewicht auf. — Der Star zeigt in ähnlicher Weise etwa um die Mitte der Nestlingszeit für Darm und Leber maximale Übergewichte, die mit 160 bzw. 205% auffallend hoch sind; später sinken sie wieder ab, jedoch nicht mehr unter den Adultwert. Das Körpergewicht des Stars wird durch diese hohen Gewichte der Stoffwechselorgane nicht stark beeinflusst. Es zeigt lediglich um den 16.—17. Tag (etwa zur Zeit des Flüggewerdens) ein „Höchstgewicht" (92%) und hat auch mit 120 Tagen seinen Adultwert noch nicht erreicht.

Die „postembryonalen Höchstgewichte" (Tab. 25) treten in der Hauptsache dort auf, wo postembryonale Übergewichte fehlen. Möglicherweise haben diese vorübergehend erhöhten, aber den Adultwert nicht überschreitenden Organgewichte dieselbe Bedeutung im Leben der Jungvögel wie die eigentlichen postembryonalen Übergewichte, d.h. sie sind zum Teil ein Ausdruck für die Ansammlung von Reservestoffen während der präjuvenilen Phase des Vogels, mit deren Hilfe sich die verschiedenen Vorbereitungen für die wichtige Umstellung zur juvenilen Phase vollziehen können.

V. DAS WACHSTUM ALS CHARAKTERISTISCHES UND SPEZIFISCHES ONTOGENESEMERKMAL

PORTMANN setzte sich seit 1935 in seinen Studien über die Vogelentwicklung mit den Möglichkeiten einer evolutiven Deutung der ontogenetischen Tatsachen auseinander und versuchte zugleich auf diesem Wege die phylogenetischen Zusammenhänge der Gruppen zu erhellen. In der Reihe dieser Arbeiten hat der Autor die Akzente verschieden verteilt: Die Studie über „*Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*" (1935) bildet mit ihrer Charakterisierung von sieben Ontogenesestufen eine wichtige Grundlage für weitere Untersuchungen. In ihr werden auch die Beziehungen zwischen dem Ontogenesetypus und der phylogenetischen Ordnung der Vögel (wie sie sich etwa in den GADOWschen Grossgruppen darstellt) aufgezeigt. Andererseits weist der Verfasser in dieser Arbeit bereits darauf hin, dass die erwähnte Gliederung, der vor allem der jeweilige Zustand des Jungvogels und dessen verschieden starke Abhängigkeit von den Eltern zugrundeliegen, zunächst den Wert einer allgemeinen Übersicht hat. Neben den zur Abgrenzung der einzelnen Stufen besonders hervorgehobenen Merkmalen finden sich noch zahlreiche andere Entwicklungsvarianten, so dass innerhalb jeder Gruppe noch weitere Differenzierungen möglich wären. — Die klare Sonderung der Nestflüchter von den Nesthockern steht in der Studie von 1935 noch im Hintergrund. Innerhalb der erwähnten Grossgruppen finden sich jeweils beide Typen und ihre Übergangsformen. Der Gegensatz der beiden

Jugendformen wird dann zum Mittelpunkt der späteren Arbeiten von PORTMANN, besonders der umfassenden „*Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*" (1938), wo vor allem Hühner und Sperlingsvögel als Vertreter der beiden Extreme eingehend behandelt werden und die Arten zwischen diesen Typen noch kaum berücksichtigt sind.

Die Notwendigkeit eines Kriteriums für die Ranghöhe der Vögel veranlasste PORTMANN (1924, 1946/47, 1952) zu seinen Cerebralisationsstudien am Vogelhirn, aus denen sich der heutige Stand der Ontogeneseforschung entwickeln konnte. Erst jetzt war es möglich, die Beziehung zwischen Differenzierungsgrad und Entwicklungstypen der Vogelarten klar zu definieren; die Zuordnungen konnten im einzelnen nuanciert und neue Aufschlüsse über die möglichen Evolutionsprozesse gewonnen werden. – 1962 wurden diese Ergebnisse von PORTMANN in seiner Arbeit über „*Cerebralisation und Ontogenese*" nochmals zusammengefasst (unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Säugern): Ein Vergleich der postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die Hemisphären des Vogelhirns ergibt die Zahl 5 als Grenzwert zwischen den beiden Ontogeneseformen; die Werte für die Nestflüchter liegen stets unter, die Werte für die Nesthocker über dieser Zahl. Durch dieses Kriterium wäre auch dann eine Sonderung der beiden Entwicklungstypen nach funktionaler Wertigkeit möglich, wenn andere Verschiedenheiten fehlen würden. — Die postembryonalen Vermehrungsfaktoren für den Stammrest des Vogelhirns (2,18—6,73; nach PORTMANN, 1962) überschneiden sich hingegen bei den zwei Formen, d.h. Nestflüchter wie Nesthocker zeigen oft ähnliches postembryonales Wachstum für diesen Hirnteil — eine Tatsache, die mit den elementaren Funktionen des Stammrestes in Zusammenhang steht. — Ein Überblick über die Hemisphären-Indices der Vögel, die ein Ausdruck für die Ranghöhe sind, lässt erkennen, dass hohe Cerebralisation (Hem.-Ind. über 10) stets mit Nesthockerontogenese verbunden ist. PORTMANN hebt aber in seiner zusammenfassenden Arbeit 1962 nochmals besonders hervor, dass sich andererseits niedrige Hemisphären-Indices (von beispielsweise 4) nicht nur bei Nestflüchtern, sondern auch bei einzelnen Nesthockern finden (Bienenfresser, Ziegenmelker, Tauben, Segler; auch einzelne Singvögel). Aus diesem Faktum kann der Schluss gezogen werden, dass sich die Evolution der Vogelontogenese schon auf niederen Cerebralisationsstufen nach verschiedenen Richtungen hin vollzogen hat. Der Entwicklungstypus des Nesthockers ist also in der Stammesgeschichte früher entstanden als die höheren Formen des Zentralnervensystems; er ist mit seinem komplizierten Zusammenspiel zwischen Jung- und Altvogel eine Voraussetzung für die Evolution des Vogelhirns. Die von EDINGER (1950) für die Säuger gefundene *Regel von der evolutiven Präzedenz der Morphogenese gegenüber der Cerebralisation* konnte somit durch PORTMANN (1952, 1962) für die Vögel (wie auch durch Kath. WIRZ, 1954, für die Säuger) auf die *Ontogenese* erweitert werden. Im Sinne von CUÉNOT (1925) könnte in

diesem Zusammenhang die Entstehung des sekundären Entwicklungstypus als eine Präadaptation für die höhere Hirnausbildung bezeichnet werden. —

PORTMANN (1938*a*) erwähnt, dass „der Versuch, das Bild des Evolutionsvorganges für die Ontogenese einer wichtigen Vogelgruppe darzustellen, eine Fülle von bisher ungeordneten Tatsachen in grösseren Zusammenhängen erscheinen lässt, in denen die einzelnen Feststellungen Sinn und Wert erhalten und durch Einordnung überschaubar werden — dass dieser Versuch nicht mehr als ein Bild ist, das einen geheimnisvollen Naturvorgang in den grössten Umrissen zögernd zu erfassen sucht — dass es das Ziel der weiteren Arbeit sein wird, dieses Bild an neuen Tatsachen zu prüfen und umzugestalten." — Das zahlenmässig oft ungenügende verfügbare Material nötigten ihn in manchen Fällen zur Beschränkung auf wenige Beispiele, so dass ihm teilweise lediglich Andeutungen des Sachverhaltes und entsprechende Erklärungsversuche möglich waren. Eine der Hauptaufgaben der vorliegenden Arbeit war es daher, bei verschiedenen Vogelarten durch Gewichtsanalysen von grösserem Umfang und über längere zusammenhängende Entwicklungszeiten hinweg nach ontogenetischen Gesetzmässigkeiten zu suchen, an Hand deren die von PORTMANN erarbeiteten wichtigsten Grundthemen geprüft und ergänzt werden konnten. Die Frage, wieweit unsere neueren Ergebnisse zu Einschränkungen oder Erweiterungen des Entwurfes von PORTMANN führen können, wird uns deshalb in diesem Kapitel noch eingehender beschäftigen. Im folgenden Überblick werden die durch unsere Wachstumsuntersuchungen festgestellten Fakten für jede behandelte Art auf ihre Bedeutung innerhalb des besonderen Ontogenesemodus und auf ihre „evolutive Wertigkeit" (PORTMANN, 1938*a*) geprüft; daraus ergibt sich dann der Versuch einer erweiterten Charakterisierung der betreffenden Arten nach Gesichtspunkten einer möglichen Evolution. —

Die im folgenden angewandte Numerierung der Nestflüchter- und Nesthockerarten, die von der Reihenfolge der Arten in den beschreibenden Kapiteln abweicht, bringt bereits allgemeinste Linien der Evolution zum Ausdruck. Andererseits sollen die Kontraste, die wir bei den von uns untersuchten Vertretern beider Gruppen festgestellt haben, darvor warnen, allzu einfache lineare Zusammenhänge zu konstruieren.

A. NESTFLÜCHTER

PORTMANN (1935, 1938*a*) zählt eine Reihe von Merkmalen auf, die in Anlehnung an die Ontogenese der primitiven Kriechtiere als gültig für die ursprüngliche Vogelontogenese angenommen werden können (geringfügige Nestanlagen, Fehlen einer Bebrütung durch die Eltern, grosse Eierzahl eines Geleges, lange Dauer der Embryonalperiode, Selbständigkeit der den Eltern ähnlichen Jungtiere, langsames postembryonales Wachstum). Aufgrund dieser

Kriterien ist es möglich, auch die Besonderheiten im Entwicklungsgang rezenter Vögel auf ihre evolutive Wertigkeit zu prüfen.

Unter den lebenden Vogelgruppen finden sich bei den Grossfusshühnern (Megapodidae) die meisten der als ursprünglich zu bewertenden ontogenetischen Eigenschaften vereinigt, darunter z.B. auch das Fehlen eines Dunenkleides beim schlüpfenden Jungvogel (BECKER, 1959), der bereits einfache Konturfedern mit stark entwickelten Schwungfedern trägt; ferner embryonale Entwicklungszeiten und postembryonale Wachstumsgeschwindigkeiten, die zwischen den entsprechenden Verhältnissen bei Reptilien und bei evoluierteren Vogeltypen liegen. — SUTTER (1965) hat das postembryonale Wachstum bei der Megapodidenart *Alectura lathami* verfolgt und festgestellt, dass es erst im zweiten Lebensjahr zum Abschluss kommt. Vergleiche mit den Verhältnissen bei Phasianiden ergaben, dass die Megapodiden auf einer späteren Entwicklungsstufe schlüpfen: Sie unterscheiden sich von den eigentlichen Hühnervögeln durch ein relativ höheres Schlüpfgewicht (4—5% des Adultgewichtes bei *Alectura*, 10% bei *Megapodius*) und durch entsprechend geringere postembryonale Wachstumsgeschwindigkeit.

Aufgrund der oben erwähnten Merkmale bezeichnet PORTMANN (1938*a*) die Ontogenese der Grossfusshühner als die primitivste Entwicklungsart bei den rezenten flugfähigen Vögeln und nimmt sie als Ausgangspunkt für seine vergleichend-ontogenetische Betrachtung und die sich daraus ergebenden Möglichkeiten evolutiver Deutung.

Die Megapodiden werden von PORTMANN (1935) mit den eigentlichen Hühnervögeln in einer ersten Ontogenesestufe als „*Nestflüchter mit früher Flugmöglichkeit*" zusammengefasst. Bei den Hühnern (i.e.S.) ist bereits ein wichtiger Evolutionsschritt über den ursprünglichen Zustand hinaus verwirklicht: Der Körper des Jungvogels ist mit Nestlingsdunen bedeckt — ein Merkmal, das als sekundär betrachtet werden muss. Das Fluggefieder der Hühner zeigt hingegen eine primitive Entwicklungsweise: Die Schwungfedern werden schon früh ausgebildet, so dass sich die Flugfähigkeit während der Postembryonalzeit allmählich und schon beträchtliche Zeit vor dem Erreichen des definitiven Körpergewichtes entwickelt. Der Jungvogel ist auf diese Weise bald nach dem Schlüpfen zu einem sich immer mehr verbessernden Flatterflug befähigt. (Wie SUTTER, 1965, erwähnt, können die Megapodiden schon am ersten Lebenstag, die Phasianiden i.a. mit 1—2 Wochen fliegen, und entsprechend ist bei beiden Hühnergruppen in der frühen Postembryonalzeit das Längenwachstum des Flügelskelettes gegenüber dem der hinteren Extremität bevorzugt.)

1. *Gallus domesticus*

Hemisphären-Index: 3,27; Hemisph.-Vermehrungsfaktor: 4,86 (n. SUTTER, 1943)

Für *Gallus domesticus* gelten die für die Phasianiden im allgemeinen festgestellten Merkmale: Am Schlüpftag zeigt der Jungvogel eine gut entwickelte Orientierungs- und Bewegungsfähigkeit sowie selbständige Nahrungsaufnahme; hingegen fehlt ihm zu diesem Zeitpunkt noch das Flugvermögen, und er benötigt noch Wärmezufuhr und Beaufsichtigung durch den Altvogel. Aufgrund dieser zweiten Gruppe von im Vergleich zu den Megapodidenverhältnissen *sekundären* Ontogenesemerkmalen kann je nach Dauer dieses „abhängigen" Zustandes (SUTTER, 1943, gibt für die von ihm untersuchten Hühnervögel 2—5 Wochen an) bei den Phasianiden die Postembryonalzeit wenigstens andeutungsweise in einen präjuvenilen und einen späteren juvenilen Abschnitt unterteilt werden. — Eine entsprechende Zweiteilung ergibt sich nach den Untersuchungen von SUTTER (1943) auch in bezug auf die Hirnentwicklung der Hühner: Die präjuvenile Periode ist durch eine beträchtliche Vermehrung des Trockensubstanzgehaltes bis fast zum Adultwert des Hirns, also durch einen raschen Fortschritt der Differenzierung dieses Organs, gekennzeichnet, ebenso durch eine gegenüber der späteren Periode stark beschleunigte Annäherung an die endgültige Hirnform. —

Das Haushuhn wurde bereits von PORTMANN (1938*a*) als gut untersuchtes Beispiel für einen Nestflüchter der ersten Ontogenesestufe in den Mittelpunkt der Betrachtung gestellt (unter Verwendung der von LATIMER, 1924, ermittelten Werte). — Das Längenwachstum des Körpers ist bei der Leghornrasse etwa um den 140. (♂) bzw. 106. pe-Tag (♀) abgeschlossen, während das Körpergewicht noch bis etwa zum 260. Tag einen weiteren Anstieg zeigt, der auf der Massenzunahme einzelner innerer Organe und auf Anlagerung von Fett beruht. Das Wachstum der Extremitäten verläuft ähnlich wie das Körperwachstum [1], d.h. die Beine sind zum gleichen Zeitpunkt wie der Körper ausgewachsen, die Flügel mit 130 bzw. 105 Tagen. STREICH und SWETOSAROW (1937) betonen die grossen Unterschiede zwischen dem postembryonalen Extremitätenwachstum beim Huhn und bei der Ente (auf das wir noch näher eingehen werden): Die bald nach dem Schlüpfen flugfähigen Hühnerküken zeigen für vordere und hintere Extremitäten ähnliches Wachstum, und die Schwungfedern der Hühner, deren Anlage schon während der Embryonalperiode erfolgt, sind mit 30 bis 40 pe-Tagen fertig ausgebildet, d.h. zu einem Zeitpunkt, wo bei den Enten ihre Entwicklung erst beginnt. —

[1] Der primitive Charakter dieser Wachstumsart geht auch aus der vergleichenden Betrachtung von KRAMER (1959) deutlich hervor: Er spricht bei „primären Nestflüchtern" (Fische, Amphibien, Reptilien) von einem postembryonal „funktionsgerechten Wachstum" des lokomotorischen Systems, d.h. von einem sich über längere Zeiten erstreckenden Wachstum ohne metamorphoseartige Änderungen des Habitus und der lokomotorischen Prinzipien unter geringer Entwicklungsgeschwindigkeit, und stellt diesem Modus die so ganz andere Wuchsweise bei den Nesthockern unter den Vögeln gegenüber.

Das Extremitätenwachstum verläuft bei *Gallus domesticus* also weitgehend isometrisch. Durch dieses Merkmal wird der primitive Charakter des postembryonalen Wachstums beim Huhn deutlich, wie auch durch die Gleichmässigkeit in der Entwicklung der einzelnen Extremitätenteile, des Skeletts, der Muskeln und der Federn. — PORTMANN (1938*a*) betont, dass Isometrie der Organentwicklung (nach der Definition von HUXLEY und TEISSIER, 1936, Übereinstimmung der Wachstumsgeschwindigkeit eines Körperteiles mit derjenigen des Gesamtkörpers) als Grundzug des Reptilientypus ein Ahnenmerkmal und somit ein primitives Kennzeichen der Vogelontogenese ist.

Nach PORTMANN (1955) ist „diese reptilientypische Wuchsweise auch für viele Vogeljungen vom Nestflüchtertypus charakteristisch: ihr Wachstum ist weitgehend isometrisch für die verschiedenen Organsysteme". Der Autor schliesst hier aus der Isometrie beim Wachstum des Bewegungsapparates mancher Nestflüchter auf entsprechende Verhältnisse auch der anderen Organsysteme. — Prüfen wir das Wachstum der von uns untersuchten Organgruppen beim Haushuhn, so lässt sich hingegen erkennen, dass von einer Isometrie des Organwachstums im Sinne der oben erwähnten Definition nicht ohne weiteres gesprochen werden kann: Nach den aus unseren eigenen und den Werten anderer Autoren ermittelten Ergebnissen wachsen die einzelnen Organe embryonal und postembryonal in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit des Gesamtkörpers und damit auch untereinander verschieden schnell. Annähernd isometrisches Wachstum tritt allerdings zeitweise auf und dauert bei einzelnen Organen während verschieden langer embryonaler und postembryonaler Entwicklungsabschnitte an (Leber, Niere, Herz, Lunge). Andere Organe, wie Darm, Hirn und Augen, sind jedoch durch ausgesprochen allometrisches Wachstum charakterisiert. Es lassen sich also in bezug auf das relative Organwachstum bei *Gallus domesticus* keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber der bei den Nesthockern ausgeprägten Wachstumsform feststellen. — Auch SUTTER (1943) weist darauf hin, dass selbst bei Jungvögeln, die in Erscheinung und Lebensweise den Altvögeln sehr ähnlich sind (Phasianiden), die Grössenverhältnisse der Organe untereinander dem Adultzustand noch nicht entsprechen können (Proportionsverschiebungen infolge der geringen Körpergrösse, starke Beanspruchung der Stoffwechselorgane während des Wachstumsprozesses usw.). Deshalb muss das postembryonale Wachstum auch hier allometrisch verlaufen, d.h. in einer Art gleichsam „primär bedingter Allometrie" im Gegensatz zu den viel komplexeren Allometrieverhältnissen bei den Nesthockern, die als abgeleitet betrachtet werden können.

Bei *Gallus domesticus* sind also bezüglich des relativen Organwachstums die beiden Ontogenesemerkmale auseinanderzuhalten: 1) Klare Isometrieverhältnisse beim Wachstum der Extremitäten, ihrer Teile untereinander, sowie auch des Skeletts, der Muskeln und der Federn als primitives Kennzeichen; 2) Wachstumsallometrien der inneren Organe, die sich zwar von den komplexeren Nesthocker-

verhältnissen (mit dem Auftreten postembryonaler Übergewichte) noch unterscheiden, aber wohl doch bereits als sekundärer Zug aufgefasst werden können. Entsprechende Untersuchungen an anderen Vertretern der Ontogenesestufe I müssten in dieser Hinsicht aber noch weitere Anhaltspunkte liefern. —

Eine Prüfung der Organgewichtsproportionen am Schlüpftag ergibt für das Huhn einen besonders extremen Gegensatz: Während das Hirn (und die Augen) zu diesem Zeitpunkt bereits 28% (bzw. 16%) ihres Adultgewichtes erreicht haben, weisen die übrigen Organe nur Werte zwischen 1,5 und 3% auf, müssen während ihrer postembryonalen Zunahme also eine beträchtliche Wachstumsleistung vollbringen. Das Hirn ist entsprechend den Anforderungen, die an das Nervensystem des unmittelbar nach dem Schlüpfen weitgehend selbständigen Jungvogels gestellt werden, sehr viel weiter entwickelt, benötigt aber bis zum Erreichen seiner Adultgrösse ebenfalls 6 Monate. — Mit dem beachtlichen Gewicht des Hirns beim schlüpfenden Hühnchen geht auch der im spätembryonal rasch angestiegenen Trockensubstanzgehalt sich äussernde hohe Differenzierungsgrad einher, den SUTTER (1943) und SCHIFFERLI (1948) für das Phasianidengehirn am Schlüpftag festgestellt haben. In deutlichem funktionellem Zusammenhang mit dem Verhalten eines extremen Nestflüchterjungen stehend, sind diese Eigenheiten der Hirnentwicklung beim Huhn den primitiven Ontogenesemerkmalen zuzuordnen. Dasselbe gilt wohl für die umgekehrten Verhältnisse bei den Stoffwechselorganen sowie den Kreislauf- und Atmungsorganen: Ihr grössenmässig starkes Zurückbleiben am Schlüpftag und auch noch in der frühen Postembryonalzeit entspricht den relativ geringen Anforderungen, die beim langsam wachsenden Nestflüchter vom Hühnertypus an diese Organe des Aufbaus und Betriebs gestellt werden.

Das postembryonale Wachstum, das nach der Feststellung von PORTMANN (1938*a*) und nach den bereits erwähnten Angaben von SUTTER (1965) bei den Megapodiden sehr langsam verläuft, weist auch bei den eigentlichen Hühnervögeln und somit bei *Gallus domesticus* sowohl für den Gesamtkörper wie für die Organe eine geringe absolute Geschwindigkeit auf: Erst nach 6 bzw. 8—9 Monaten werden beim Huhn die Adultgewichte erreicht (vgl. Tab. 23). Im Vergleich zu den Grossfusshühnern, deren Körperwachstum (wenigstens am Beispiel der von SUTTER, 1965, untersuchten Art *Alectura lathami*) erst im zweiten Lebensjahr zum Abschluss zu kommen scheint, erreicht der Gesamtkörper des Huhns sein Adultgewicht mit 260 Tagen doch beträchtlich schneller (über das Organwachstum der Megapodiden liegen zum Vergleich bis jetzt noch keine Angaben vor), so dass man vielleicht auch in dieser ontogenetischen Eigenschaft bereits eine Entfernung vom primitivsten Nestflüchtercharakter sehen könnte.

Werden noch andere Vertreter der Phasianiden zum Vergleich mit dem Haushuhn herangezogen, so ist nach den Angaben von KIRKPATRICK (1944) für den Ringfasan *(Phasianus colchicus torquatus)* festzustellen, dass er sein Adultgewicht mit 120 Tagen

erreicht. Stoffwechselorgane und Lunge weisen hier mit 130 bis 150 Tagen ein maximales Gewicht auf, das sie mit 170 bis 180 Tagen wieder etwas vermindern. HEINROTH (1924-33) gibt an, dass der junge Fasan am 12. Postembryonaltag zu flattern beginnt.

Die Wachtel (*Coturnix coturnix*), ein wesentlich kleinerer Vertreter der Phasianiden, etwa einem mittelgrossen Singvogel vergleichbar, erreicht sogar schon mit 50 Tagen (nach HEINROTH, 1924-33) ihr Adultgewicht. Ihr Hirnwachstum ist mit 150 Tagen beendet (SUTTER, 1943); am 11. Postembryonaltag sind die ersten Flatterversuche zu beobachten.

Bei *Gallus domesticus* und mit ihm bei der ganzen Familie der Phasianidae findet sich also neben den erwähnten eindeutig primären eine Reihe von sekundären Ontogenesemerkmalen: Vorhandensein eines Dunenkleides, Betreuung und Wärmen der Jungen durch die Altvögel und noch fehlendes Flugvermögen in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen, wodurch bereits bei den Hühnern die Grundlage für eine Zweiteilung der Postembryonalperiode gegeben ist (die z.B. auch im jeweils verschiedenen Verhalten des postembryonalen Hirnwachstums zum Ausdruck kommt). Ferner zeigt sich eine sekundäre Tendenz innerhalb der Hühnerontogenese durch die bereits vorhandene, wenn auch (nach SUTTER) „primär bedingte" Allometrie beim Wachstum der inneren Organe sowohl vor wie nach dem Schlüpfen und durch den im Vergleich zu den Megapodidenverhältnissen bei den Phasianiden wesentlich früheren Abschluss des postembryonalen Gewichtswachstums (was beispielsweise besonders bei der Wachtel deutlich wird). Die Ontogenese der eigentlichen Hühnervögel hat sich somit durch verschiedene Evolutionsschritte vom extrem primitiven Zustand unter den Vögeln entfernt. Sie könnten deshalb innerhalb der *Ontogenesestufe I* als rangniedrige Nestflüchter mit früher Flugmöglichkeit von den im evolutiven Sinn ganz an der Basis stehenden Grossfusshühnern abgegliedert werden. —

Hier sei noch kurz auf die Kontroverse um die Interpretation der Megapodidenverhältnisse hingewiesen. PORTMANN (1935, 1938*a*) hat die Stellungnahme verschiedener Autoren eingehend behandelt: Das fehlende Brutverhalten bei den Grossfusshühnern hat ebenso gegensätzliche Deutungen erfahren wie die Abwesenheit eines Dunenkleides beim schlüpfenden Jungvogel. Während PORTMANN selbst (wie auch KRAMER, 1953) die Ontogenesemerkmale der Megapodiden als eindeutig primitiv betrachtet, gehen die Ansichten anderer Autoren in verschiedene Richtungen: ASHBY (1929) und STRESEMANN (1927-34) deuten das Fehlen der Bebrütung als eine „Emanzipation" vom Brutzwang und damit als sekundäres Verhalten, während z.B. FRANZ (1924) in dieser Erscheinung einen deutlichen Anklang an die Verhältnisse bei Reptilien sieht; derselbe Autor betrachtet aber den weit fortgeschrittenen Schlüpfzustand des Megapodidenjungen und das Fehlen des Dunenkleides als sekundäres Kennzeichen. Schliesslich sieht CLARK (1960, 1964) im extremen Nestflüchtertum der Grossfusshühner eine Spezialisierung, die sich von phasianidenähnlichen Vorfahren mit weniger weit entwickelten Schlüpfzuständen ableitet. Der Ausgang der sich auch heute noch fortsetzenden Diskussion um diese Fragen hängt von weiteren Forschungsergebnissen ab, die noch neue Kriterien für einen Anschluss der Vögel an die Reptilien in phylogenetischer Hinsicht liefern könnten.

2. *Anas platyrhynchos*

Hem.-Ind.: 6,08; Hem.-Verm.-Fakt.: 4,93.

Die Gänsevögel (Anseres) werden von PORTMANN (1935) zusammen mit anderen Ordnungen (z.B. Steisshühner, Rallen, Regenpfeifer, Kraniche, Flughühner, Laufhühnchen) als „*früh selbständige Nestflüchter mit Nestlingsdunen und verzögerter Ausbildung der Flugfedern*" unter der Ontogenesestufe II aufgeführt. Wie bereits aus dieser Definition hervorgeht, besteht hinsichtlich der Ausbildung des Fluggefieders und somit des Zeitpunktes beginnender Flugfähigkeit bei den jungen Enten ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Hühnern. — STREICH und SWETOSAROW (1937) weisen darauf hin, dass bei der frischgeschlüpften Ente die hinteren Extremitäten gut, die vorderen hingegen noch kaum entwickelt sind. Die Entwicklung des Flügels setzt erst mit 30—40 Tagen intensiv ein, und durch die nun eintretende höhere Wachstumsgeschwindigkeit dieses Organs im Vergleich zum Bein wird seine bisherige Entwicklungsverzögerung bald eingeholt. Das Wachstum der hinteren Extremitäten ist mit 50 Tagen, das der vorderen mit 60—70 Tagen beendet. Das Extremitätenwachstum der Ente ist sowohl in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit von Flügel und Bein wie auch der einzelnen Teile des Flügels durch ausgesprochene Allometrie gekennzeichnet und muss im Vergleich zur isometrischen Grundform dieses Vorgangs bei den Hühnervögeln als sekundärer, abgeänderter Prozess betrachtet werden (PORTMANN, 1938*a*).

STREICH und SWETOSAROW (1937) nehmen auch eine Unterteilung der Postembryonalzeit in zwei Abschnitte vor, in denen sich die jungen Enten sowohl nach ihrer Wachstumsgeschwindigkeit wie auch nach der Art ihrer Bewegung voneinander unterscheiden: Die erste „Periode der juvenalen Entwicklung" ist durch hohe Wachstumsintensität gekennzeichnet und umfasst 70 Tage. Um diese Zeit ist auch das Wachstum der meisten Organe beendet, und die junge Ente gleicht nun äusserlich völlig dem Altvogel. In der anschliessenden zweiten „Periode der definitiven Entwicklung" erfolgen noch Vergrösserungen der Muskelmasse und Veränderungen der Gonaden, die schliesslich zur Geschlechtsreife führen. —

Bei der von uns untersuchten Stockente (*Anas platyrhynchos*) können wir eine entsprechende Zweiteilung der Postembryonalzeit vornehmen: Der zeitlich eng begrenzte Eintritt der Flugfähigkeit mit dem Abschluss des Flügelwachstums um den 60. Tag[1] markiert das Ende einer Präjuvenilperiode, innerhalb derer alle Organe (ausser den Augen) ihr Adultgewicht erreichen (vgl. Tab. 23), was nach unseren Befunden auch für den Gesamtkörper (60 Tage) gilt. STREICH und SWETOSAROW (1937) stellen hingegen für die Dauer des Gesamtwachstums bei

[1] VESELOVSKY (1953) gibt als Zeitpunkt für das erste Erscheinen der Schwungfedern bei *Anas platyrh.* 32 Tage und für deren Wachstumsabschluss und damit das Erreichen der Flugfähigkeit 60 Tage an, HEINROTH (1924—33) hingegen 53 Tage als Beginn der Flugfähigkeit.

Enten 120 Tage fest, und auch PORTMANNS (1938*b*) Befunde sprechen im gleichen Sinn: Die Anseres erlangen ähnlich wie die Gressores innerhalb der Gruppe der Pelargomorphen ihre Flugfähigkeit noch vor dem Erreichen des artspezifischen Gewichtes. – Die Stockente unterscheidet sich jedenfalls deutlich vom Huhn durch die beträchtlich höhere Geschwindigkeit ihres postembryonalen Körper- und Organwachstums und lässt in diesem Verhalten ein sekundäres Merkmal erkennen. —

Auffallend früh im Vergleich zum Huhn weisen in der Präjuvenilzeit nach unseren Ergebnissen die drei Stoffwechselorgane der Stockente mit 30 Tagen schon ihre Adultgewichte auf, d.h. etwa zu einer Zeit, wie wir sie unter den von uns untersuchten Nesthockern auch beim Alpensegler für Darm, Niere und Lunge antreffen (bei dieser Art fällt auch die beginnende Flugfähigkeit etwa mit dem entsprechenden Zeitpunkt bei der Stockente zusammen). Herz, Lunge und Hirn der Ente erreichen mit 40–60 Tagen ihre Adultwerte und sind in dieser Hinsicht mit den entsprechenden Organen der Taube vergleichbar. Wir finden hier also Merkmale, die unter unseren Beispielen sowohl bei einem Nestflüchter der Ontogenesestufe II wie auch bei den zwei rangniedrigen Nesthockern der Ontogenesestufe VI vorkommen: Nestflüchter und Nesthocker sind Extremgruppen in ökologischer Bewertung; ihre Entwicklungsmerkmale überschneiden sich hingegen vielfach.

Ein eindeutig sekundäres Kennzeichen ist das bei der Stockente auftretende *postembryonale Übergewicht* des Gesamtkörpers und der Organe (ausser Hirn und Augen) (vgl. Tab. 24). Diese Besonderheit, die beim Huhn noch vollständig fehlt, tritt bei den von uns untersuchten Nesthockerarten in der Präjuvenilzeit vor allem für die Stoffwechselorgane auf und erscheint bei manchen Passeres auffallend früh und ausgeprägt. Dass die postembryonalen Übergewichte bei der Ente wesentlich später, d.h. zum Teil erst am Ende der Präjuvenilzeit auftreten, steht im Zusammenhang mit dem für die Nestflüchter typischen langsameren Organwachstum. Da sie aber bei den einzelnen Organen, besonders bei Darm und Leber, innerhalb oder doch um den Abschluss der Präjuvenilzeit in Erscheinung treten, ist die Annahme berechtigt, dass es sich hier bei der Stockente um echte postembryonale Übergewichte und damit um ein sekundäres Ontogenesemerkmal handelt.

Die nachembryonale Brutpflege beschränkt sich bei den Enten auf das Führen durch die Altvögel. Der junge Nestflüchter ist hier als Schwimmform spezialisiert, und damit in Zusammenhang steht auch die Ausbildung eines besonders dichten Dunenkleides. Aus den von uns ermittelten Werten für das Trockengewicht des Integuments (in % des Körper-Frischgewichtes) während der Embryonalzeit wird ersichtlich, dass die Stockente bis zum Schlüpftag im Vergleich zum Huhn fast das Dreifache an relativer Trockensubstanzmenge für ihre Körperbedeckung aufbaut. — Eine Kompensation zu dieser starken

Substanzvermehrung des Integuments ist vielleicht im niedrigen relativen Darmgewicht der Ente am Schlüpftag zu sehen: Mit 5,7% liegt dieser Wert beträchtlich unter den entsprechenden Zahlen bei den Phasianiden und den Nesthockerarten (unveröffentlichte Tab. M).

Hinsichtlich des relativen embryonalen und postembryonalen Organwachstums gilt das für das Huhn Erwähnte auch für die Ente: Nur zeitweise wachsen die einzelnen Organe mit annähernd gleicher Geschwindigkeit wie der Gesamtkörper, z.B. Leber und Herz während der untersuchten Embryonalzeit und Leber, Niere und Lunge vom 3.—4. pe-Tag an für eine längere Periode. Das Hirn wächst hingegen ähnlich wie beim Huhn besonders postembryonal auffallend stark negativ allometrisch. Diese bei beiden Nestflüchterarten mit dem Schlüpftag einsetzende und dann fortdauernde stark negative Allometrie des Hirnwachstums findet sich bei den von uns untersuchten Nesthockerarten nach dem Schlüpfen nur wenige Tage lang und wird dann durch nahezu isometrisches oder positiv allometrisches Wachstum abgelöst. Innerhalb der postembryonalen Allometrieverhältnisse ist das in bezug auf den Gesamtkörper bei den Nestflüchtern sehr viel langsamere Hirnwachstum wiederum ein primäres Merkmal.

Das Hirn der Stockente weist während der Embryonalentwicklung im Vergleich zum Hirn des Huhns in einander zeitlich entsprechenden Stadien einen beträchtlich niedrigeren Trockensubstanzgehalt auf, dessen Werte zum Teil mit den bei den Nesthockern in entsprechenden Abschnitten der Embryonalzeit gefundenen übereinstimmen (unveröff. Tab. G). Die Differenzierung des Hirns schreitet also bei der Ente embryonal langsamer fort als beim Hühnchen — ein in sekundärer Richtung weisender Zug in der Entwicklung von *Anas*. Erst am Schlüpftag stimmen die Werte für den Trockensubstanzgehalt des Hirns bei beiden Nestflüchterarten mit 15—16% nahezu überein. — Ein Unterschied zwischen Huhn und Ente zeigt sich auch hinsichtlich der embryonalen Relativgewichte des Hirns (unveröff. Tab. E), die bei *Anas* in allen verglichenen Stadien höher sind und teilweise mit den bei den Nesthockern vorkommenden entsprechenden Werten übereinstimmen. Während sich diese aber gegen den Schlüpftag hin beträchtlich vermindern, erfolgt bei der Ente (ähnlich wie beim Huhn) nur eine geringe Abnahme der relativen Hirngewichte, so dass hier der entsprechende Wert für das Hirn am Schlüpftag mit 4,64% höher liegt als bei allen Nesthockern (mit Ausnahme des Wellensittichs) und damit den Anforderungen der Nestflüchtersituation gemäss ist. Ein während der Embryonalzeit bestehendes sekundäres Merkmal hat sich also im Fall von *Anas* auf den Schlüpftag hin in ein primäres verwandelt. —

In bezug auf die postembryonalen Vermehrungsfaktoren der Organe sind hingegen bei der Ente besonders für Leber, Niere, Herz und Lunge die Werte weitgehend den bei Nesthockern vorkommenden angeglichen; der Darm nimmt

eine Zwischenstellung ein. Der niedrige Wert für das Hirn gehört in die Grössenordnung der bei den Hühnervögeln auftretenden postembryonalen Hirnvermehrungsfaktoren. Unter diesem Gesichtspunkt weist die Stockente also sowohl Nesthocker- wie Nestflüchterzüge auf.

Veselovsky (1953) charakterisiert die Ontogenese der Enten stark vereinfachend mit den Worten: „Die Entenküken gehören gleich nach dem Ausschlüpfen zu den höchst entwickelten Jungvögeln, was durch die niedrige Vermehrungszahl der Hemisphären – durch die extrem entwickelten Nestlingsdunen (Protoptilen und Mesoptilen) und durch geringe Abhängigkeit von den Eltern bewiesen wird. – Die ganze postembryonale Entwicklung deutet auf eine archaische Stellung der Enten." —

Die am Beispiel der Stockente von uns aufgezeigten Besonderheiten erlauben eine differenziertere Kennzeichnung dieser Nestflüchtergruppe: Das Vorhandensein von stark entwickelten Nestlingsdunen bei der jungen Ente ist im Vergleich zu den Megapodidenverhältnissen eine sekundäre Erscheinung, die hier als Anpassung an das Wasserleben noch intensiviert ist, und die, wenn auch geringe, Abhängigkeit des Kükens von den Eltern weist ähnlich wie beim Huhn über die primitive Grundform völliger Unabhängigkeit hinaus, wie sie sich bei den Grossfusshühnern zeigt. Wie wir gesehen haben, sind ferner neben primären eine ganze Anzahl von *sekundären Ontogenesemerkmalen* vorhanden, die es verbieten, ohne weiteres von einer „archaischen Stellung der Enten" zu reden: Klare Zweiteilung der Postembryonalzeit, Allometrie des Extremitätenwachstums, Auftreten echter postembryonaler Übergewichte von Gesamtkörper und Organen, teilweise allometrisches embryonales und postembryonales Wachstum der Organe, postembryonale Vermehrungsfaktoren für Stoffwechsel-, Kreislauf- und Atmungsorgane, die weitgehend den bei Nesthockern vorkommenden entsprechen; ferner die im Vergleich zum Hühnchen langsamere embryonale Differenzierung des Hirns, wie sie sich im niedrigeren Trockensubstanzgehalt dieses Organs bei der Ente äussert.

Die Enten können also innerhalb der Ontogensestufe II noch besonders charakterisiert werden: Sie sind in ökologischer Wertung typische Nestflüchter mit einem für diesen Entwicklungsmodus schon relativ hohen Hemisphären-Index, die morphologisch eine bereits durch sekundäre Ontogenesemerkmale gekennzeichnete Gruppe darstellen.

B. Nesthocker

Die drei nächsten Ontogenesestufen III—V nach Portmann (1935) umfassen Nesthocker, die Übergänge vom Nestflüchtertum über Jugendformen mit grösserer Abhängigkeit von den Eltern (teilweise bis ans Ende der Postembryonalzeit) bis zu blinden Jungvögeln mit wärmendem Dunenkleid und bereits vereinzelt auf-

tretenden neuen cänogenetischen Organen darstellen. In den Stufen VI und VII erreicht schliesslich die Evolution der Ontogenese ihren Höhepunkt: Besonders bei den Vertretern der Gruppe VII steigert sich die Abhängigkeit des Jungvogels zum Extrem; gleichzeitig treten verschiedene postembryonale transitorische Bildungen bei den Jugendformen auf, und durch entsprechende Strukturen und Verhaltensweisen beim Altvogel entstehen komplexe Beziehungen zwischen Jungen und Eltern. Der junge Vogel weicht hier in seiner Erscheinung so stark vom adulten Tier ab, dass er geradezu als „Larve" bezeichnet und diese Form der Ontogenese gleichsam als eine „Metamorphose" betrachtet werden kann, wie PORTMANN (1935) ausführt; auch KAUFMAN (1930, 1962) wendet diese Begriffe auf das Beispiel der Taube an.

Die drei folgenden von uns untersuchten Arten sind alle der Ontogenesestufe VI zuzuordnen als *„beim Schlüpfen blinde Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid"*, bei denen durch die im Vergleich zu den vorhergehenden Stufen vermehrte elterliche Fürsorge und komplexe Nistinstinkte das späte Erscheinen der Federn und die Reduktion des eigentlichen Dunenkleides in vielen Fällen kompensiert wird.

Unsere Beispiele stammen aus der Grossgruppe der Alectoromorphae (Taube) und der Coraciomorphae (Alpensegler und Wellensittich). Die grossen morphologischen Unterschiede dieser Vogeltypen bringen auch für die Ontogenesestufe VI eine besondere Vielfalt und liefern daher wichtige Argumente für die Annahme einzelner einander parallel verlaufender Entwicklungslinien.

1. *Columba domestica*

Hem.-Ind.: 4,0; Hem.-Verm.-Fakt.: 8,48.

PORTMANN (1935) weist auf die Problematik hin, welche die phylogenetische Einstufung der Taube bietet. Durch ihre Zugehörigkeit zur GADOWschen Grossgruppe der Alectoromorphae erscheinen die Columbae von den anderen Vertretern des Ontogenesetypus VI abgetrennt. STRESEMANN (1927—1934) hält sie für eine sehr alte Gruppe.

Die von der Felsentaube *Columba livia* abstammende Haustaube bietet als niedrig cerebralisierter Nesthocker ein Beispiel für die erwähnte *Regel von der evolutiven Präzedenz des Ontogenesetypus gegenüber der Cerebralisation*. Ihre Ontogenese zeigt allerdings zahlreiche primäre Merkmale, die oft noch stark an die Entwicklungsweise der Nestflüchter erinnern. So sind bei der frischgeschlüpften Taube die Augen zwar verschlossen, die Gehörorgane aber offen. In der gleichen Richtung weist auch das Verhalten der Jungvögel, die von Anfang an im Gegensatz zu den Sperlingsvögeln eine „gerichtete Aktivität" während der Fütterung zeigen, indem sie den Schnabel des Altvogels selbständig aufsuchen. — Gleichzeitig ist aber die lange Abhängigkeit der Jungen, die etwa 3 Wochen

im Nest bleiben und während dieser Zeit und auch noch später bis zum Erreichen der vollen Flugfähigkeit von den Alten gefüttert werden, ein sekundäres Merkmal der Taubenontogenese. Daneben stellt die beim Altvogel auftretende Kropfmilch eine der oben erwähnten kompensatorischen Bildungen (PORTMANN, 1938*a*) dar, die mit fortschreitender Evolution der Ontogenese als gruppentypische Leistungen entstanden sind und das für die postembryonale Entwicklung des Nesthockerjungen unentbehrliche Zusammenwirken zwischen beiden Individuen verstärken. Im Zusammenhang mit der intensiven elterlichen Fürsorge steht auch das sekundäre Merkmal einer relativ klar begrenzten Präjuvenilperiode bei der Taube, die mit Erreichen völliger Selbständigkeit einige Zeit nach dem Verlassen des Nestes beendet ist.

Bei der Betrachtung des postembryonalen Organwachstums fällt auf, dass die drei Stoffwechselorgane ihre Adultgewichte schon mit 8—10 Tagen erreichen und jeweils etwa 10 Tage später maximale Übergewichte aufweisen. Neben dem beschleunigten postembryonalen Wachstum dieser Organgruppe, das den entsprechenden Verhältnissen bei den Passeres gleicht, wie bei diesen im Zusammenhang mit der intensiven Fütterung durch die Altvögel steht und somit ein sekundäres Kennzeichen ist, findet sich für Herz, Lunge und Hirn ein Verhalten, wie wir es schon bei der Stockente beschrieben haben: Der wesentlich spätere, ausserhalb der Präjuvenilzeit liegende Wachstumsabschluss dieser drei Organe könnte, wie bereits erwähnt, hinsichtlich seiner Wertigkeit als Ontogenesemerkmal als Zwischenform betrachtet werden.

Das Hirnwachstum der Taube zeigt eine besonders auffallende Vermischung von primären und sekundären Merkmalen: Wie SUTTER (1943) feststellte, hat hier das embryonale Hirn bezüglich Formzustand und Wassergehalt beträchtliche Ähnlichkeit mit dem Hirn ranghoher Nesthocker (wie es hinsichtlich des Trockensubstanzgehaltes auch unsere eigenen Untersuchungen ergeben haben). In der Präjuvenilzeit kommen hingegen gruppentypische Verschiedenheiten zum Ausdruck, so ein höherer Wachstumsertrag und stärkere Formveränderungen beim Hirn der ranghöheren Arten. — Für das embryonale relative Hirngewicht (unveröff. Tab. E) finden sich im Vergleich zu Wellensittich und Sperlingsvögeln bei der Taube deutlich niedrigere Werte. Am Schlüpftag ist ihr relatives Hirngewicht hingegen nesthockertypisch, d.h. ähnlich wie bei der gleich schweren Rabenkrähe und niedriger als beim Goldfasan, der den beiden Nesthockern im Körpergewicht entspricht. In der folgenden Postembryonalzeit (unveröff. Tab. F) verwandelt dann das Hirn der Taube dieses sekundäre Merkmal des Schlüpftags in ein primäres: Die relativen Werte sind am Postembryonaltag auf 0,62 % abgesunken und schwanken bis zum Adultzustand nur noch wenig um diese Zahl. Kein anderer der von uns untersuchten Nesthocker zeigt in bezug auf das Hirn ein ähnliches Verhalten — unter unseren beiden Nestflüchtern hingegen vom 30. pe-Tag an die Ente. Dieser eigentümliche Wechsel von primärer und

sekundärer Natur im Verhältnis zwischen Hirn- und Körpergewicht während der Gesamtentwicklung ist unter anderem ein Beispiel für den Mischtypus der Taubenontogenese in evolutiver Sicht.

Der postembryonale Vermehrungsfaktor für das Hirn der Taube (6,15 bzw. 6,4) ist besonders im Vergleich mit demjenigen der ähnlich schweren Rabenkrähe (21,2) ausgesprochen niedrig und weist somit in Richtung der zwischen ca. 3 und 5 liegenden Zahlen bei den Nestflüchtern (Tab. 19). Dieselbe Zwischenstellung kommt auch im relativen postembryonalen Hirnvermehrungsfaktor der Taube zum Ausdruck. Hier liegt also ein weiteres Ontogenesemerkmal von Übergangscharakter vor.

Das Hirnwachstum als Funktion des Körperwachstums verhält sich bei der Taube ähnlich wie bei den übrigen Nesthockern und unterscheidet sich damit deutlich von den Verhältnissen bei Huhn und Ente. Besonders nesthockertypisch ist der postembryonale Übergang von negativ allometrischem zu isometrischem Wachstum (10. pe-Tag).

Für das relative Wachstum der übrigen Organe lassen sich bei der Taube wie auch bei den übrigen von uns untersuchten Nesthockerarten keine markanten Unterschiede gegenüber den beiden Nestflüchtern feststellen. — Die postembryonalen Vermehrungsfaktoren für Darm und Leber der Taube sind deutlich den Nesthockerverhältnissen zugeordnet.

Portmann (1935) hat bereits davor gewarnt, aus praktischen Gründen die junge Taube schlechthin als „Vertreter der Nesthocker" zu behandeln. Wie berechtigt dieser Hinweis ist, ergibt sich aus der obigen Zusammenstellung der verschiedenen Ontogenesemerkmale, unter denen sich neben klar sekundären auch noch solche von primärem Charakter finden, besonders in Verbindung mit der Hirnentwicklung und somit auch mit der Ranghöhe der Taube. Ihre Entwicklung zeigt aber auch Eigentümlichkeiten, die man hinsichtlich ihrer Wertigkeit als Ontogenesemerkmal als „Zwischenformen" charakterisieren könnte: Neben einer gewissen Aktivität im Verhalten des Nestlings die erwähnten Besonderheiten im Verlauf des Wachstums einzelner Organe. Zu dieser Kategorie wäre auch der Hemisphären-Vermehrungsfaktor zu zählen, der bei der Taube im Vergleich zu den Werten bei allen anderen Nesthockern am niedrigsten ist.

2. *Apus melba*

Hem.-Ind.: 3,67; Hem.-Verm.-Fakt.: 16,26.

Die Segler gehören innerhalb der Coraciomorphae zur Ordnung der Macrochires (Seglerartige), zu der auch noch die Kolibris zu zählen sind. Stresemann (1927—1934) betont, dass eine Anknüpfung der Macrochires an andere Ordnungen nicht möglich ist. Diese isolierte Stellung der ganzen Gruppe lässt den Alpensegler als besonders interessantes Untersuchungsobjekt erscheinen. Dazu kommt noch,

dass diese Art ein klares Beispiel für die *Regel von der evolutiven Präzedenz des Ontogenesetypus* ist: Mit niedriger Cerebralisation ist hier eine ausgeprägte Nesthockerontogenese verbunden, die im Sinne Cuénots (1925) als eine Präadaptation betrachtet werden kann. Wie Kocher (1948) ausführt, „darf für die weitere cerebrale Evolution ein seglerartiger Ontogenesemodus als eine Vorstufe des höheren passerinen Typus gelten, eine Stufe jedoch, von der aus eine besondere Spezialisation für Segler wie für die nahe verwandten Kolibris erfolgt ist". —

Bezüglich seiner Ranghöhe nimmt der Alpensegler eine eigenartige Mittelstellung zwischen Hühnern und Sperlingsvögeln ein. Seine Ontogenese wird von Kocher (1948) als Vermischung von Kennzeichen rangniedriger und ranghoher Entwicklungstypen charakterisiert. So können z.B. als rangniedrig gelten: Lange Brutzeit, relatives Fehlen transitorischer Organe beim Nestling, „gerichtete Aktivität" des Jungen beim Fütterungsakt im Gegensatz zu der zunächst „ungerichteten" beim Sperlingsvogeljungen; Merkmale von ranghohem Typus sind dagegen: Versenkung der Federanlagen, Augen- und Ohrenverschluss, völlige Abhängigkeit der Jungen während einer festbegrenzten Präjuvenilzeit, Vorkommen postembryonaler Übergewichte.

Die Jungen des Alpenseglers verlassen ihr Nest meist mit etwa 45 Tagen, halten sich aber bis zur vollen Flugfähigkeit noch in der Nähe auf, wo sie von den Eltern noch weitergefüttert werden. Der Seglerflug erfordert ähnlich wie bei den Schwalben eine beträchtliche Zeit bis zum Abschluss des Schwingenwachstums, und die Präjuvenilperiode beträgt im Durchschnitt 57 Tage (Arn, 1960). Sie lässt sich gewissermassen auch beim Alpensegler, ähnlich wie unter den Passeres bei der Amsel, in zwei Abschnitte unterteilen.

Innerhalb des ersten Abschnittes, d.h. bis zum Verlassen des Nestes, erreichen Darm, Niere und Lunge mit 25 Tagen und die Leber schon mit 15—17 Tagen ihre Adultgewichte. Bei den drei ersten Organen handelt es sich gleichzeitig um postembryonale Übergewichte; bei der Leber tritt ein solches mit 25 Tagen ebenfalls in Erscheinung. — In bezug auf die gesamte Präjuvenilperiode werden also die Adultgewichte für die Stoffwechselorgane beim Alpensegler zu einem relativ ähnlichen Zeitpunkt erreicht wie bei der Taube (Tab. 23). Die maximalen Werte der postembryonalen Übergewichte dieser Organe treten hingegen bei *Apus* relativ wesentlich früher auf, d.h. schon vor der Mitte der Präjuvenilzeit, während sie bei der Taube erst gegen deren Ende erscheinen (Tab. 24). Hierdurch wird der sekundäre Charakter des postembryonalen Organwachstums (Stoffwechselorgane) beim Alpensegler noch deutlicher. —

Im Hirnwachstum des Alpenseglers sind wie bei der Taube primäre und sekundäre Kennzeichen vermischt. Kocher (1948) erwähnt aufgrund seiner genau konstruierten Allometriekurve, dass beim Alpensegler vom 12. e-Tag an ein dreifacher Wechsel der Wachstumskonstanten (0,56—0,75) festzustellen ist

— eine Erscheinung, die in verstärktem Mass beim embryonalen Hirnwachstum des Huhns auftritt und beim Star wie auch bei den übrigen von uns untersuchten Nesthockern fehlt, wo die Beziehung zwischen Hirn- und Körperwachstum während des beobachteten Embryonalabschnitts konstant bleibt. Unter diesem Gesichtspunkt könnte das embryonale Hirnwachstum bei *Apus* als primär bewertet werden — allerdings nur innerhalb der bedeutsameren Erscheinung, dass das Hirn des Alpenseglers in nesthockertypischer Weise embryonal stets negativ allometrisch wächst. — Nach der ersten Postembryonalwoche weist der Alpensegler für sein Hirn von allen Nesthockern die niedrigste Wachstumskonstante ($\alpha = 0{,}865$) auf und nimmt hier eine gewisse Sonderstellung ein. Von den Nestflüchtern mit ihrem stark negativ allometrischen Hirnwachstum während der ganzen Postembryonalzeit unterscheidet er sich jedoch deutlich. — Als sekundäres Merkmal ist hier auch der hohe postembryonale Vermehrungsfaktor für das Gesamthirn des Alpenseglers zu erwähnen (8,94 bzw. 10,52 nach KOCHER), ebenso der entsprechende relative Vermehrungsfaktor. Beide Werte liegen beträchtlich über den für die Taube festgestellten und lassen sich in die Reihe der bei vielen anderen Nesthockern (Sperlingsvögel) beobachteten entsprechenden Zahlen einordnen (Tab. 19 u. 20). Der Mauersegler, *Apus apus*, hat zwar einen ähnlich niedrigen postembryonalen Vermehrungsfaktor für das Hirn wie die Taube; durch sein geringeres postembryonales Körperwachstum entsteht aber dann ein relativer postembryonaler Hirnvermehrungsfaktor von ausgesprochen sekundärem Charakter, wie der Vergleich mit den bedeutend niedrigeren entsprechenden Werten bei den Nestflüchtern (Tab. 20) zeigt. —

KOCHER (1948) führt weitere sekundäre Kennzeichen in bezug auf die Hirnentwicklung beim Alpensegler an: Eindeutig nesthockertypisch sind der postembryonale Vermehrungsfaktor für den Stammrest (4,73), das geringe relative Schlüpfgewicht des Hirns (2,94 % nach unseren Ergebnissen, 2,1 % nach PORTMANN, 1942), mit dem auch die am Schlüpftag noch sehr einfache innere Differenzierung des Alpenseglerhirns in Korrelation steht und das durch den entsprechenden hohen Wert für den Darm (11,74 % bzw. 14,64 % nach PORTMANN, 1942) kompensiert wird. Ferner stimmt die postembryonale Entwicklungsweise des Hirns und der Hirnteile in allgemeinen Zügen mit derjenigen eines hochzerebralisierten Sperlingsvogels, z.B. des Stares, überein. — Nach den Werten von KOCHER (die beträchtlich höher liegen als die von uns ermittelten) ist der Trockensubstanzgehalt des Alpenseglerhirns am Schlüpftag hingegen mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Nestflüchtern (unveröff. Tab. H u. I) zu vergleichen, d.h. er ist mit 14,3 % beträchtlich höher als bei den übrigen Nesthockern. Der postembryonale Vermehrungsfaktor für diesen Trockensubstanzgehalt gleicht ebenfalls den Werten, wie sie bei Nestflüchtern vorkommen (Tab. 21). Ganz ähnliche Verhältnisse weist in dieser Hinsicht der Mauersegler auf, und man kann also bei den beiden niedrig zerebralisierten Seglerarten den Zustand

des Hirns bezüglich seiner im Vergleich mit anderen Nesthockern weit fortgeschrittenen Myelinisation am Schlüpftag als primär bezeichnen.

Die Charakterisierung der Alpensegler-Ontogenese, wie sie KOCHER (1948) durchgeführt hat, lässt sich durch die Ergebnisse unserer Untersuchungen noch präzisieren: Im Überblick zeigt sich, dass sekundäre Merkmale deutlich überwiegen, was besonders in bezug auf das Wachstum der Stoffwechselorgane gilt, aber auch für die Hirnentwicklung zutrifft, wenn sie in ihren Einzelheiten betrachtet wird.

3. *Melopsittacus undulatus*

Hem.-Ind.: 7,4; Hem.-Verm.-Fakt.: 19,4.

Der Wellensittich unterscheidet sich von den beiden anderen Vertretern der Ontogenesestufe VI durch seine wesentlich höhere Cerebralisation. Ausserdem fällt bei ihm der hohe Quotient aus den postembryonalen Vermehrungsfaktoren von Hemisphären und Stammrest (4,46) auf, wie er in dieser Grössenordnung unter den Passeres nur bei den Rabenvögeln vorkommt (Tab. 19). — Die Papageien sind neben den Corviden Vögel mit dem höchstentwickelten Assoziationsvermögen. Ihre systematische Stellung ist dadurch gekennzeichnet, dass sie keine näheren Verwandten haben (STRESEMANN 1927–1934). PORTMANN (1935) hebt diese isolierte Stellung der Psittaci in seiner vergleichenden Übersicht durch deutliche Abgrenzung ebenfalls hervor.

Die beim Schlüpfen blinden und extrem hilflosen Jungen des Wellensittichs werden durch die Altvögel mit ausgewürgtem Kropfinhalt gefüttert. Die Beobachtung des Fütterungsaktes bei einem Ara-Bastard, wie sie LANG und STAMM (1957) erwähnen, ergibt, dass sich die Nestlinge der Papageien in der frühen Postembryonalzeit bei der Futteraufnahme ausserordentlich passiv verhalten: Der Oberschnabel des Jungen wird vom Schnabel des Altvogels in die Höhe gehoben, und gleichzeitig wird mit der Zunge das Futter eingeführt. Dieses passive Verhalten, durch das sich die jungen Papageien von den Nestlingen der Tauben und Segler beträchtlich unterscheiden, ist ein ausgesprochen sekundäres Merkmal ihrer Ontogenese. —

Die Präjuvenilperiode ist beim Wellensittich mit 30–35 Tagen beendet, wo die Jungen mit erlangter Flugfähigkeit das Nest verlassen. Der Gesamtkörper und sämtliche Organe erreichen innerhalb dieser Periode ihre Adultgewichte, darunter Darm und Niere mit 10 bzw. 8 Tagen ähnlich früh wie die Stoffwechselorgane der Taube. Maximale postembryonale Übergewichte treten für alle Organe (ausser den Augen) beim Wellensittich ebenfalls innerhalb der Nestlingszeit auf, d.h. mit 20 bis 25 Tagen, für die Niere bereits mit 10 Tagen. STRESEMANN (1927–1934) spricht von einer „langsamen postembryonalen Entwicklung" der Papageien

— ein Begriff, der in bezug auf die relativ lange Dauer der Nestlingszeit Geltung haben mag, nicht aber für das postembryonale Körper- und Organwachstum, das beim jungen Wellensittich teilweise schon früh in der Präjuvenilzeit seinen Abschluss erreicht und sich somit deutlich sekundär verhält. —

Besonders auffallend ist hierbei auch der frühe Abschluss des *Hirnwachstums* um den 20. Tag, wie wir ihn sonst nur bei den Sperlingsvögeln finden. Auch das relative Wachstum des Hirns gleicht den Verhältnissen bei den von uns untersuchten Passeres: Das einheitliche negativ allometrische Wachstum während der vom 13. Tag an untersuchten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit schlägt am 4. pe-Tag in nahezu isometrisches Wachstum um. — Das relative Hirngewicht am Schlüpftag liegt beim Wellensittich mit 7,75% bezw. 6,3% in derselben Grössenordnung wie bei gleich schweren Sperlingsvögeln. Ähnlich hoch wie bei diesen Nesthockern ist auch der Trockensubstanzgehalt des Wellensittichhirns am Schlüpftag, und der postembryonale Hirnvermehrungsfaktor ist mit 9 ebenfalls den Verhältnissen bei vielen Passeres (Tab. 19) angeglichen.

Im Überblick lassen sich also für die Ontogenese des Wellensittichs nach unseren Ergebnissen lauter sekundäre Kennzeichen feststellen, von denen das oben für die Papageien beschriebene passive Verhalten des Nestlings bei der Futteraufnahme möglicherweise noch als stärker abgeleitet betrachtet werden kann wie das Sperren der jungen Passeres.

Ein Vergleich der drei Vertreter der Ontogenesestufe VI zeigt zunächst einmal zahlreiche Gemeinsamkeiten im Sinne der Definition dieser Gruppe nach PORTMANN (1935). — Zur Ergänzung können hier noch die zum Teil bereits erwähnten Ergebnisse der Untersuchungen von SCHMEKEL (1962) über die embryonale und früh postembryonale Erythropoiese an verschiedenen Blutbildungsorten der Vögel angeführt werden: Die Autorin stellt hier primär zu bewertenden Erscheinungen der Hämopoiese solche von sekundärem Charakter gegenüber. Während die Blutbildung bei Huhn und Ente rein primär erscheint (analog den Reptilienverhältnissen lange Dottersackerythropoiese, fehlende Lebererythropoiese usw.) weisen Taube, Alpensegler und Wellensittich in dieser Hinsicht gleichzeitig Merkmale von beiden Wertigkeiten auf. Bei Wellensittich und Taube wird die primäre lange Dottersackhämopoiese (bis zum 22./24. Entwicklungstag) unmittelbar von der entsprechenden Tätigkeit des Knochenmarkes abgelöst; beim Alpensegler hingegen nicht, und es bleibt bei dieser Art zunächst fraglich, wieweit ihre ebenso lang andauernde Blutbildung im Dottersack als Erscheinung von ursprünglich langer Dauer oder als sekundäre Entwicklungsverzögerung zu bewerten ist. *Apus* nimmt somit eine Sonderstellung zwischen Wellensittich und Taube einerseits und den Passeres mit ihrem ausgeprägt sekundären Blutbildungscharakter andererseits ein. Alle drei Nesthockerarten

der Ontogenesestufe VI weisen hingegen als sekundäres Merkmal eine lange und starke postembryonale Lebererythropoiese auf.

Den gemeinsamen Zügen in der Ontogenese der von uns untersuchten Arten, die eine Zusammenfassung in der Gruppe VI rechtfertigen, lassen sich aber auch zahlreiche Unterschiede gegenüberstellen; es liegt deshalb nahe, eine Abgrenzung zwischen der Taube und dem Alpensegler einerseits und dem Wellensittich andererseits und damit eine differenziertere Definition der Ontogenesestufe VI zu versuchen (vgl. Kapitel VI). Diese Gruppe enthält Ordnungen (Tauben, Segler), für die neben der bereits von PORTMANN (1935) durchgeführten Charakterisierung noch folgende Merkmale gelten: Niedrige Cerebralisation, die einen typischen Fall der Regel von der evolutiven Präzedenz der Ontogenese darstellt; eine Nesthockerentwicklung mit Vermischung primärer und sekundärer Züge. — Gleichsam am entgegengesetzten Pol der Stufe VI findet sich eine Ontogeneseform wie die des hoch cerebralisierten Wellensittichs, die von ausgesprochen sekundärer Natur ist. Besonders die extreme Hilflosigkeit der Jungen lässt daran denken, diesen Ontogenesemodus auf die gleiche Ebene wie bei den Sperlingsvögeln zu stellen oder ihn sogar als noch stärker abgeleitet zu bewerten.

Die drei von uns untersuchten Vertreter der Sperlingsvögel gehören der Ontogenesestufe VII an als „*beim Schlüpfen blinde, sperrende Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid*". Die Vertreter dieser Gruppe weisen alle Merkmale der in der Stufe VI zusammengefassten Formen auf; ihre Entwicklung ist darüber hinaus aber noch durch das „Sperren" der Nestlinge charakaterisiert, ein Verhalteni das in enger Verbindung mit entsprechenden Instinkten der Elterntiere steht, Das präzise Zusammenwirken zwischen Jung- und Altvögeln bezieht sich dabe. auch oft noch auf andere Handlungen, wie z.B. die des Kotwegnehmens. —

PORTMANN (1938*a*) stellt die Ordnung der Passeres als Kontrast zum primären Typus der Hühner in das Zentrum seiner Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung der Vögel. Er hält sie für einen besonders günstigen Ausgangspunkt für seine vergleichende Betrachtung, weil ihre evolutive Wertung als hochentwickelte Gruppe wohl nicht zu bezweifeln ist. Ihre Ontogenese lässt im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Hühnervögeln den gewaltigen Evolutionsschritt ahnen, durch den der Entwicklungsgang umgestaltet worden ist. Merkmale einer solchen evoluierten Ontogenese sind: komplizierte Nestbauinstinkte bei den Altvögeln; geringe Eierzahl eines Geleges (meist unter 10); kurze Brutdauer (in der Regel unter 20 Tage); den Eltern sehr unähnliche, mit besonderen Jugendorganen ausgestattete Jungtiere, die bis zum Erreichen ihrer Flugfähigkeit auf die Betreuung durch die Alten angewiesen sind; rasches postembryonales Wachstum der Jungvögel; ausgeprägte Allometrie des Organwachstums, die sich auch im Auftreten postembryonaler Über- oder Höchstgewichte äussert. Weitere von PORTMANN (1938*a*) ausführlich behandelte Besonderheiten dieses sekundären

Entwicklungsmodus sind die Art der Gefiederbildung mit ganzer oder teilweiser Unterdrückung der Dunenbildung, der zeitlich ein intensives Wachstum der Stoffwechselorgane entspricht — wobei man in diesem gegensätzlichen Verhalten zweier Organgruppen einen für die evoluierte Ontogeneseform charakteristischen Kompensationsvorgang sehen kann; ferner eine mit der gehemmten Gefiederentwicklung einhergehende Verzögerung in der Ausbildung des Flügels, dessen endgültige Gestaltung in die spätere Postembryonalzeit verlegt wird und sich oft auch nach dem Flüggewerden noch in geringem Masse fortsetzt, so dass in dieser Hinsicht der Unterschied gegenüber den primitiven Nestflüchterverhältnissen, wie sie z.B. bei Hühnern vorkommen, besonders deutlich wird. Die gegen Ende der Embryonalzeit erfolgende Versenkung der Federanlagen ist ein mit dem frühen Zeitpunkt des Schlüpfens in Zusammenhang stehender Vorgang, dem auch die beschleunigte Ausbildung der Augenlider und der vorübergehende Verschluss des Aussenohres zugeordnet ist — Prozesse, die alle die Aufgabe haben, den sich entwickelnden Federn und Sinnesorganen das in diesem Stadium noch notwendige feuchte Milieu zu sichern, das bei primitiven Ontogeneseformen durch die Amnionflüssigkeit gewährleistet ist. —

Die Ontogenese der Passeres ist somit gekennzeichnet durch eine Häufung von „Organen mit sekundärer Bildungsweise" (PORTMANN, 1938*a*), d.h. von Organen und Strukturen, die hinsichtlich Gestaltungsart und zeitlicher Verschiebungen von den bei primitiven Ontogenesetypen auftretenden „Organen mit primärer Bildungsweise" stark abweichen. —

PORTMANN (1938*b*) betont auch noch, dass es bei der Betrachtung der Sperlingsvögel besonders gilt, den durch seinen „Larven"-Charakter in bezug auf seine arttypische Umgebung disharmonisch wirkenden Jungvogel zusammen mit dem Altvogel als eine Einheit zu sehen, als ein überindividuelles Gefüge, dem das als Einzelwesen unharmonisch erscheinende Jungtier harmonisch eingeordnet ist.

4. *Turdus merula*

Hem.-Ind.: 6,67: Hem.-Verm.-Fakt.: 13,98.

Die Postembryonalentwicklung der Amsel ist durch eine besondere Zweiteilung der *Präjuvenilzeit* charakterisiert: Die Jungen verlassen im Alter von 13—14 Tagen das Nest und sind zu diesem Zeitpunkt, der den ersten Teil ihrer Präjuvenilperiode beendet, noch nahezu flugunfähig. Wie E. u. J. MESSMER (1956) erwähnen, konnten aber um den 15.—16. Tag auch schon erste Flugversuche beobachtet werden, und um den 20. Tag beginnen die Jungvögel selbständig Nahrung aufzunehmen. Mit 35 Tagen erreichen sie mit der fertigen Ausbildung ihres Grossgefieders ihre volle Selbständigkeit. — Am Ende der relativ kurzen eigentlichen Nestlingszeit ist also die junge Amsel hinsichtlich Gestaltung und Funktionen noch weit vom Adultzustand entfernt. In diesem Zusammenhang

kann auch die Tatsache gesehen werden, dass innerhalb der Nestlingszeit nach unseren Ergebnissen nur Leber und Niere ihre Adultgewichte erreichen, das Hirn erst mit 20 Tagen und die übrigen Organe und das Gesamtgewicht noch später (Tab. 23). NOVOTNY (1958) stellte fest, dass die postembryonale Wachstumskurve der Amsel nicht dem von PORTMANN (1942) für die Nesthocker abgegrenzten Typus entspricht. Sie zeigt keine Steigerung über den Durchschnittswert bei normalen Individuen während des maximalen Wachstums der Schwungfedern — eine Eigenschaft, die wahrscheinlich artspezifisch und abhängig vom Milieu des postembryonalen Lebens der Amsel ist. Nach unseren eigenen Untersuchungen findet sich unter den Stoffwechselorganen nur für die Niere der Amsel ein eigentliches postembryonales, d.h. präjuveniles Übergewicht um den 10. Tag, das mit 30 Tagen nochmals in Erscheinung tritt. Das Hirn zeigt ebenfalls um den 30. Tag einen solchen Wert. Hingegen treten für Darm und Leber mit 8 bzw. 10 Postembryonaltagen „Höchstgewichte" auf, die sich bis zum 20. Tag wieder vermindern. Diese vorübergehend erhöhten Gewichtswerte für die drei Stoffwechselorgane scheinen zu den Vorbereitungen für das einige Tage später eintretende Ende der Nestlingszeit zu gehören. —

Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum wie auch die Trockensubstanzverhältnisse des Hirns sind bei der Amsel ausgesprochen nesthockertypisch, wie es schon für den Wellensittich beschrieben wurde. — Beim Darm fällt der hohe postembryonale Vermehrungsfaktor von 18,9 auf; er ist in dieser Grössenordnung unter den Passeres (unveröff. Tab. A) nur noch bei der Rabenkrähe zu finden und muss als artspezifische Erscheinung bei der Amsel betrachtet werden.

5. *Passer domesticus*

Hem.-Ind.: 7,22; Hem.-Verm.-Fakt.: 21,48.

Die Nestlingszeit beträgt beim Haussperling 13—16 (nach anderen Angaben 17) Tage. Nach den Beobachtungen von HEINROTH (1924 - 33) zeigt der Jungvogel schon etwa im Alter von 10 Tagen neben dem Sperrverhalten auch eine zielbewusst zugreifende Nahrungsaufnahme. Nach dem Verlassen des Nestes ist er zum Aufpicken von Nahrung und zum Gebrauch der Schwingen fähig. Die Nestlingszeit fällt hier also mit der Präjuvenilperiode zusammen.

Innerhalb dieser Periode erreichen nur die Stoffwechselorgane ihre Adultgewichte. Die entsprechenden Werte für alle übrigen Organe und den Gesamtkörper treten nach unseren Untersuchungen, die nur bis etwa zum 25 pe-Tag durchgeführt wurden, in einem nach diesem Zeitpunkt gelegenen Entwicklungsabschnitt auf. Ihr Wachstumsabschluss steht also nicht in Beziehung zu der im Vergleich zur Amsel beim Sperling sehr viel früher eintretenden vollen Selbständigkeit, sondern ist in die anschliessende Juvenilzeit verlegt. — Alle drei

Stoffwechselorgane zeigen mit 14—15 Tagen, also kurz vor Beendigung der Nestlingszeit, postembryonale Übergewichte, die sich mit 20—25 Tagen nochmals wiederholen, dann aber hier nicht mehr als „präjuvenile Übergewichte" bezeichnet werden können. — Gesamtkörper und Lunge weisen um den 14.—15. Tag „Höchstgewichte" auf. Diese Werte wie auch die erwähnten präjuvenilen Übergewichte der Stoffwechselorgane scheinen in Zusammenhang zu stehen mit dem um diesen Zeitpunkt erfolgenden Verlassen des Nestes.

Das Wachstum des Hirns ist beim Sperling durch einen im Vergleich zu den anderen Singvögeln (Tab. 19) beträchtlich höheren postembryonalen Vermehrungsfaktor gekennzeichnet, der unter den Passeres nur bei den Corviden noch überschritten wird. —

Als auffallendes Merkmal in der Entwicklung des Sperlings ist nach unseren Untersuchungen auch das Wachstum des Herzens zu erwähnen: Dieses Organ weist hier in den letzten Embryonal- und ersten Postembryonaltagen einen beträchtlich höheren Trockensubstanzgehalt auf als bei den übrigen Nesthockern. Auch unterscheidet sich sein postembryonaler Vermehrungsfaktor stark von den wesentlich niedrigeren Werten bei den übrigen Singvögeln unserer Tabelle 19. Entsprechend hoch ist auch der postembryonale relative Vermehrungsfaktor für das Sperlingsherz: Dieses Organ wächst während der Postembryonalperiode im ganzen mehr als zweimal so schnell als der Gesamtkörper. Die geringe Grössenentwicklung, die das Herz am Schlüpftag aufweist, äussert sich auch in seinem ausnehmend niedrigen Relativgewicht (0,49%), einem Wert, wie er bei den von uns geprüften Vogelarten nur noch annähernd beim Huhn (nach LATIMER, 1924) vorkommt. Das postembryonale relative Herzwachstum, das bei allen Nesthockern und bei der Ente isometrisch verläuft oder doch nur wenig um den Wert 1 streuende Wachstumskonstanten aufweist (mit Ausnahme des Wellensittichs vom 5. pe-Tag an), zeigt beim Sperling ein sehr uneinheitliches Bild. Zwischen dem 2. und 4. Tag findet sich ein im Vergleich zum Körperwachstum hier besonders stark beschleunigtes Wachstum; dasselbe gilt in diesem Zeitabschnitt auch für die Lunge und in ähnlicher Weise für die Leber des Sperlings. —

Alle diese Züge eines vom Typus der übrigen Passeres abweichenden Verhaltens einzelner Organe müssen als arttypische Besonderheiten betrachtet werden.

6. *Sturnus vulgaris*

Hem.-Ind.: 7,63; Hem.-Verm.-Fakt.: 17,71.

Die Nestlingszeit des Stars umfasst 19—21 Tage. Nach dem Verlassen der Nesthöhle sind die Jungen bereits flugfähig, werden aber noch eine Woche lang von den Eltern geführt, bevor sie selbständig Nahrung aufnehmen können. Mit 4 Wochen kann ihre Präjuvenilzeit als abgeschlossen betrachtet werden.

Während des postembryonalen Organwachstums erreichen die drei Stoffwechselorgane schon auffallend früh ihre Adultgewichte, d.h. Darm und Leber schon nach dem ersten Drittel, die Niere etwa um die Mitte der Nestlingszeit. Für Lunge und Hirn erscheinen diese Werte am Ende dieser Periode. (Für Gesamtkörper, Herz und Augen liess sich nach den uns zur Verfügung stehenden Werten kein genauer entsprechender Zeitpunkt feststellen.) Um den 10. bis 12. pe-Tag treten bei Darm und Leber auch zum erstenmal maximale postembryonale Übergewichte auf. Für den Gesamtkörper ist kein entsprechender Wert zu beobachten, was auch HUDEC (1961) betont, er nimmt (ähnlich wie NOVOTNY, 1958, in bezug auf die Amsel) an, dass der durch ein solches Übergewicht gekennzeichnete Typus der postembryonalen Wachstumskurve bei Passerinen nicht unveränderlich ist und dass er von ökologischen Bedingungen abhängig ist.

PORTMANN (1938*a*) erwähnt bei der Behandlung des postembryonalen Wachstums des Stars, dass um den 17.–19. Tag ein Höchstgewicht für den Gesamtkörper eintritt. Die dafür angegebenen Werte bei verschiedenen Exemplaren erreichen aber (mit einer Ausnahme) das Adultgewicht nicht. Nach den von uns zusammengestellten Zahlen werden die Angaben von PORTMANN modifiziert: Ein solches Höchstgewicht des Körpers erscheint schon um den 11.—12. Tag, sinkt dann wieder ab und steigt auf den 16.—17. Tag erneut zu einem vorübergehenden Höchstwert an. Die entsprechenden Werte treten in ähnlicher Weise auch bei Herz und Lunge des Stars auf (vgl. Tab. 25).

Dem gleichen nesthockertypischen, sekundären Modus wie das postembryonale Wachstum der Stoffwechselorgane, der Lunge und auch des Hirns folgt das Wachstum der Brustmuskulatur, wie es BÖSIGER (1950) beim Star untersuchte. Am 19. Tag hat der *Musculus pectoralis thoracicus*, der eigentliche Flugmuskel, bereits 90% seiner Adultlänge erreicht. Dieses früh in der Präjuvenilperiode erfolgende Hauptwachstum ermöglicht den Eintritt der Flugfähigkeit beim Star mit etwa 3 Wochen. —

WACKERNAGEL (1954) teilt die gesamte Präjuvenilzeit des Stars in drei etwa je 10 Tage dauernde Perioden ein: Das erste Stadium ist durch den steilsten Gewichtsanstieg charakterisiert; die ganze Aktivität des Nestlings gilt hier der Aufnahme der Nahrung, die am Ende dieses Abschnittes von den Altvögeln in relativ grösster Menge geliefert wird. Im zweiten Stadium differenziert sich das Verhalten des jungen Stars, d.h. es entwickelt sich immer stärker das auf den Kopf des Altvogels gezielte Futterbetteln. Mit dem dritten, beim Ausfliegen beginnenden Abschnitt wird das Sperrverhalten allmählich durch Picken ersetzt; nun erfolgt der Übergang zur Lebensweise des Erwachsenen.

Zusammenfassend kann für die drei Vertreter der *Ontogenesestufe VII* festgestellt werden, dass sie hinsichtlich ihres Organwachstums durchwegs die

sekundären Merkmale aufweisen, die wir bereits bei der Prüfung primitiverer Ontogenesetypen immer wieder als Vergleichsmöglichkeit benützt haben.

Ein Vergleich des relativen Hirnwachstums unserer drei Sperlingsvögel ergibt für die untersuchte späte Embryonalzeit überall einheitliche negative Allometrie mit untereinander ähnlichen Wachstumskonstanten, die auch noch für die ersten Postembryonaltage gelten. Die dann bald nach dem Schlüpfen einsetzende Beschleunigung des Hirnwachstums gegenüber dem Körperwachstum kommt bei allen drei Arten klar zum Ausdruck durch den schroffen Übergang von negativer Allometrie zu annähernder Isometrie bzw. positiver Allometrie. — Die hohen postembryonalen Vermehrungsfaktoren für Gesamthirn und Hemisphären (Tab. 19) weisen auf die am Schlüpftag noch stark zurückgebliebene Entwicklung des Hirns bei den Sperlingsvögeln hin: der am Schlüpftag im Vergleich zu den Nestflüchterverhältnissen niedrigere Trockensubstanzgehalt des Hirns deutet auf die bei den Passeres um diesen Zeitpunkt weniger fortgeschrittene Myelinisation, die hier stärker in die Postembryonalperiode verlegt ist. — Ein früher, noch innerhalb der Präjuvenilperiode eintretender Wachstumsabschluss für das Hirn konnte bei Amsel und Star festgestellt werden. —

Das Wachstum der Stoffwechselorgane verhält sich bei den Passeres extrem nesthockertypisch: Besonders der Darm zeigt im allgemeinen bedeutend niedrigere postembryonale Vermehrungsfaktoren, als sie bei den Nestflüchtern vorkommen. Die Stoffwechselorgane erreichen bei unseren drei Arten meist schon früh innerhalb der Präjuvenilperiode ihren Wachstumsabschluss, und ihre Entwicklung ist durch das Auftreten von Übergewichten oder Höchstgewichten in dieser Periode gekennzeichnet, wodurch das Bild des postembryonalen Organwachstums bei den Passeres besonders unharmonisch erscheint. —

Schon ein Vergleich der Verhältnisse bei unseren wenigen Beispielen zeigt aber, dass innerhalb dieses klar sekundären Ontogenesemodus mit den eben beschriebenen Gemeinsamkeiten bei den Passeres auch arttypische Varianten auftreten können.

PORTMANN (1938*a*) erwähnt, dass durch das rasche postembryonale Wachstum der Sperlingsvögel die adulte Körpergrösse annähernd mit der Flugfähigkeit oder schon vorher erreicht wird. Für das Gewicht des Körpers konnten wir diese Angaben bei den drei von uns untersuchten Arten nicht bestätigen. Der Gesamtkörper wächst hier auch nach dem Ende der Präjuvenilzeit noch etwas weiter, folgt also nicht dem frühen präjuvenilen Wachstumsabschluss der Stoffwechselorgane. Unter diesen macht z.B. auch der Darm der Amsel eine Ausnahme, der nach unseren Ergebnissen erst um den 40. pe-Tag sein Wachstum beendet. Damit im Zusammenhang steht auch der hohe postembryonale Vermehrungsfaktor für dieses Organ.

Auch für den relativen, d.h. auf die Gesamtdauer der Präjuvenilzeit bezogenen Zeitpunkt, zu dem Übergewichte oder Höchstgewichte der einzelnen Organe

auftreten, lässt sich keine Regel aufstellen. Bei der Amsel fehlen für Darm und Leber präjuvenile Übergewichte ganz, und auch für den Gesamtkörper der drei Passeres-Arten konnten wir sie (ähnlich wie andere Autoren) nicht feststellen.

Die Präjuvenilperiode selbst kann hinsichtlich Dauer und Einteilung bei den einzelnen Arten recht unterschiedlich gestaltet sein, wie dies schon die Verhältnisse bei unseren drei Beispielen zeigen.

Unterschiede in bezug auf Ernährungsart und postembryonale Lebensweise tragen ferner bei den Passeres zu einer Mannigfaltigkeit des Entwicklungsablaufes bei, die wir aufgrund unserer einzelnen Ergebnisse nur andeuten können.

VI. VERSUCH EINER NEUEN GLIEDERUNG DER VOGELONTOGENESEN

Bei einem vergleichenden Überblick über die Vielfalt der Erscheinungen, wie wir sie innerhalb der beiden Hauptgruppen der Nestflüchter und Nesthocker vorgefunden haben, muss nach folgenden Gesichtspunkten unterschieden werden:

1). Eine Charakterisierung kann nach rein morphologischen Sachverhalten erfolgen. Leitmotiv für die Bewertung der Merkmale in evolutiver Hinsicht ist hier der verschiedene Stärkegrad der caenogenetischen Umbildungen.

2). In engem Zusammenhang mit morphologischen können Merkmale des Verhaltens stehen: Z.B. ist das Auftreten von Rachenfärbungen mit dem Sperrverhalten gekoppelt. In diesen Zusammenhang gehört auch die morphologische Differenzierung des Nestlingsdarmes, die bei Sperlingsvögeln die Bildung einer Gallerthülle um den Kotballen in der Kloake ermöglicht. Diese Erscheinung findet ihren verhaltensmässigen Ausdruck in der typischen Drehbewegung der kotabgebenden Jungen, mit der dann der Instinkt der Altvögel zum Wegnehmen des Kotballens gekoppelt ist. —

3). Eine Sonderung nach ökologischer Wertigkeit bezieht sich im allgemeineren Sinn auf die ganze Lebensweise der Jungvögel und bei den sekundären Ontogenesetypen auch der stark miteinbezogenen Altvögel.

Die Haupteinteilung in Nestflüchter und Nesthocker beruht auf dieser allgemeinen Kennzeichnung nach ökologischen Gesichtspunkten. In der weiteren Unterteilung in die einzelnen Ontogenesestufen äussert sich die Vielfalt der Umformungen: Am einen Ende dieser Skala finden wir ein Maximum von primären Merkmalen, am anderen ein Maximum von sekundären Kennzeichen. Dazwischen sind Merkmale von beiden Wertigkeiten in verschiedenem Verhältnis miteinander vermischt. —

Verschiedene Fakten, welche die Ontogenese der von uns untersuchten Arten betreffen und in der Übersicht des vorhergehenden Kapitels zusammen-

gestellt sind, lassen eine Erweiterung des Schemas von PORTMANN (1935) als zweckmässig erscheinen. Hierbei muss uns die oben erwähnte Unterscheidung vor Augen stehen: Nestflüchter und Nesthocker sind Extremgruppen in ökologischer Bewertung. In morphologischer Hinsicht wie im Verhalten überschneiden sich die Ontogenesemerkmale der Vertreter beider Typen häufig.

Der Versuch einer neuen Gliederung, der sich allerdings auf die Ontogenesestufen beschränken muss, denen unsere Arten im einzelnen angehören, könnte zu folgender Formulierung führen:

Die Ontogenesestufe I umfasst rangniedrige Nestflüchter mit früher Flugfähigkeit, die in zwei Gruppen eingeteilt werden können:

a). Die *Megapodidae* (Grossfusshühner) sind durch ein Maximum primitiver Entwicklungsmerkmale gekennzeichnet. Ihre stark an Reptilienverhältnisse anklingende Ontogeneseform rechtfertigt die Auffassung von PORTMANN (1935, 1938*a*), diese Gruppe an die Basis einer Stufenordnung der Vögel nach ontogenetischen Gesichtspunkten zu stellen. Die bei einigen Arten der Megapodiden (z.B. bei *Leipoa ocellata* und *Alectura lathami*) vorhandene komplexere Bruttechnik (die von manchen Biologen als Kriterium für ein abgeleiteteres Fortpflanzungsverhalten der Grossfusshühner betrachtet wird) darf als innerhalb der ganzen Gruppe in besonderen Fällen auftretende sekundäre Komplikation gewertet werden.

b). Die *Phasianidae* (eigentliche Hühnervögel) sind Vertreter der zweiten Gruppe, die neben eindeutig primären bereits eine Reihe von sekundären Ontogenesemerkmalen aufweisen. Die Betreuung der Jungen durch die Altvögel und die gegenüber den Megapodidenverhältnissen mehr oder weniger verspätet einsetzende Fähigkeit zum Flattern lässt bereits eine andeutungsweise Zweiteilung der Postembryonalperiode zu. Im Gegensatz zu den Megapodiden zeigen die Phasianiden eine Umformung ihrer ersten Federgeneration zu Nestlingsdunen, was bereits einen wichtigen Evolutionsschritt über den ursprünglichen Zustand hinaus bedeutet. —

Die Ontogenesestufe II umfasst in ökologischer Bewertung typische, früh selbständige Nestflüchter, deren morphologische Kennzeichen, wie Nestlingsdunen und verzögerte Ausbildung der Flugfedern, aber deutlich in sekundärer Richtung weisen. Wie das Beispiel der Ente als Vertreter dieser Gruppe zeigt, können hier Arten mit relativ hoher Cerebralisation, in verschiedener Weise ausgesprochen sekundär charakterisierten Wachstumsverhältnissen und einer deutlich zweigeteilten Postembryonalzeit vorkommen. —

Über die Stufen III—V, die mit „nestflüchtenden Nesthockern", vom Schlüpftag an sehenden, voll bedunten, aber lange abhängigen Nesthockern und „blinden" Nesthockern mit voll ausgebildetem Dunenkleid einen allmählichen Übergang zwischen den Nestflüchtern und den extremen Nesthockern bilden, gelangen wir zur

Ontogenesestufe VI: Beim Schlüpfen „blinde" Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid. Die Vertreter dieser Stufe zeichnen sich innerhalb ihrer gemeinsamen typischen Nesthockerontogenese durch in morphologischer Bewertung oft stark voneinander abweichende Züge aus. Soweit es die von uns untersuchten Beispiele betrifft, könnte deshalb zur differenzierteren Kennzeichnung die folgende Unterteilung vorgenommen werden:

a). Niedrig cerebralisierte Nesthocker, deren Ontogenese eine auffallende Vermischung von primären und sekundären Merkmalen zeigt: *Tauben* und *Segler* gehören dieser Gruppe an.

b). Hoch cerebralisierte Nesthocker mit ausschliesslich sekundären Entwicklungszügen: Bei den *Papageien* als typische Vertreter dieser Gruppe ist die extreme Hilflosigkeit der frischgeschlüpften Jungen ein Kennzeichen, das sie in vergleichend-ontogenetischer Hinsicht stark in die Nähe der Vertreter der Stufe VII stellt. —

Diese beiden Gruppen können vorläufig gleichsam nur als Pole an jedem Ende der Stufe VI betrachtet werden, und die genaue Prüfung weiterer Arten kann erst entscheiden, ob noch Zwischengruppen mit Übergangsformen eingeschaltet werden müssen. Wir denken hier vor allem an die Notwendigkeit, intensivere Kenntnis der Entwicklung von Vertretern der vielen Coraciomorphen, wie z.B. Raken, Eisvögel, Bienenfresser, Mausvögel, Kuckucke, Kolibris, zu gewinnen.

Die Ontogenesestufe VII umfasst beim Schlüpfen „blinde", sperrende Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid. Ihr gehören lauter Vertreter der Coraciomorphae an. Besonders charakteristisch für diese Stufe ist das präzise Zusammenspiel zwischen Jung- und Altvögeln, ein überindividuelles Gefüge, das durch morphologische Besonderheiten (caenogenetische Bildungen) und entsprechende Verhaltensweisen entstehen kann.

Wie die Beispiele der von uns untersuchten Passeres zeigen, ist der extrem sekundäre Ontogenesemodus der Stufe VII, d.h. im engeren Sinne der in ihr vertretenen *Sperlingsvögel*, im einzelnen durch zahlreiche arttypische Abweichungen in bezug auf Organwachstum, Dauer und Einteilung der Präjuvenilzeit und Verhalten sehr mannigfaltig gestaltet. —

Die Ordnung der Sperlingsvögel zeichnet sich durch eine sehr hohe Artenzahl aus, welche die Gesamtartenzahl aller übrigen Vogelarten noch übertrifft. Die Anpassung an die verschiedensten Lebensräume und entsprechende Spezialisierung auf vielerlei Nahrungsquellen führte zu einem grossen Reichtum der Erscheinungen in Gestalt und Lebensweise. Diese Mannigfaltigkeit lässt erwarten, dass auch hinsichtlich der Ontogenese der Sperlingsvögel noch zahlreiche Nuancen gefunden werden können.

Die Verhältnisse bei den Passeres geben uns auch Gelegenheit, uns mit dem Begriff der Postembryonalzeit nochmals ausführlicher zu befassen. PORT-

MANN (1938*a*) wendet diese Bezeichnung im Zusammenhang mit den Sperlingsvögeln auf die gesamte Periode vom Schlüpftag bis zur völligen Selbständigkeit des Jungvogels an. Er weist auch darauf hin, dass die eigentliche Nestlingszeit bei vielen Arten nicht mit der „Postembryonalzeit" übereinstimmt, sondern oft wesentlich kürzer ist. Während PORTMANN hier den Begriff der Postembryonalzeit mit dem der Präjuvenilzeit gleichsetzt, nimmt SUTTER (1943) bereits eine Unterteilung der Postembryonalperiode in einen präjuvenilen und juvenilen Abschnitt vor. Er beschränkt dabei die Gültigkeit dieser Zweiteilung hauptsächlich auf die Nesthocker und stellt ihnen die Nestflüchter als Formen gegenüber, die dem Juvenilzustand am Schlüpftag schon sehr nahe stehen und deshalb nur eine undeutliche Abgrenzung zwischen beiden Abschnitten der Postembryonalzeit aufweisen.

In Anlehnung an die Gliederung von SUTTER prüften wir die Verhältnisse bei den von uns untersuchten Arten: Schon die wenigen Beispiele unter den Passeres weisen auf die Mannigfaltigkeit bezüglich Dauer und Einteilung der Präjuvenilzeit bei den Nesthockern hin: Der Amsel mit einer deutlich zweigeteilten Präjuvenilperiode steht der Sperling gegenüber, bei dem Nestlingszeit und Präjuvenilzeit zusammenfallen, d.h. nach der relativ kurzen Zeit von 13—16 Tagen beim Verlassen des Nestes schon die volle Selbständigkeit erreicht wird. Beim Star wiederum ist nach WACKERNAGEL (1954) eine Dreiteilung der insgesamt 30 Tage dauernden Präjuvenilzeit möglich. — Ein Vergleich mit den von uns untersuchten Nesthockern der Ontogenesestufe VI zeigt ähnlich mannigfaltige Verhältnisse: Überall ist eine relativ klar begrenzte präjuvenile Entwicklungszeit festzustellen, die bei Taube und Alpensegler einen ersten Abschnitt des Nestaufenthaltes von ca. 20 bzw. 45 Tagen und einen weiteren Abschnitt bis zum Erreichen der vollen Selbständigkeit und Flugfähigkeit zeigt, beim Wellensittich hingegen eine einheitliche Periode von 30 bis 35 Tagen Nestlingszeit, an deren Ende die Jungen flugfähig sind. — Unsere Untersuchungen bei der Stockente haben ferner gezeigt, dass die allgemeine Definition der Postembryonalzeit, wie sie SUTTER (1943) für die Nestflüchter gibt, noch nuanciert werden kann. Bei *Anas* erlaubt der zeitlich genau festgelegte Eintritt der Flugfähigkeit die deutliche Abgrenzung einer Präjuvenilperiode, innerhalb derer auch der Gesamtkörper und die meisten Organe ihr Adultgewicht erreichen. Bei *Gallus domesticus* und entsprechend auch bei anderen Vertretern der Phasianiden ist durch das anfänglich fehlende Flugvermögen und die elterliche Betreuung der Jungen in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen wenigstens andeutungsweise eine Zweiteilung der Postembryonalzeit vorhanden, die sich z.B. beim Huhn auch im jeweils verschiedenen Verlauf des Hirnwachstums äussert.

Zusammenfassend liesse sich also die Postembryonalzeit der Vögel folgendermassen definieren:

a). Bei den Nestflüchtern, die nach dem Schlüpfen in ihrer äusseren

Erscheinung der Juvenilform schon nahe stehen, können hinsichtlich der Postembryonalperiode verschiedene Möglichkeiten verwirklicht sein: Vollständiges Fehlen einer Präjuvenilphase bei den Megapodiden, Andeutung einer Zweiteilung der Postembryonalzeit bei den Phasianiden, deutliche Abgrenzung einer Präjuvenil- von einer Juvenilphase bei den Anatiden.

b). Die Postembryonalzeit der Nesthocker gliedert sich in die Präjuvenilperiode, einen auf wenige Tage genau angebbaren Zeitabschnitt, und die mit erreichter Flugfähigkeit und Selbständigkeit beginnende Juvenilperiode. Die Präjuvenilzeit ist innerhalb der Gruppe der Nesthocker und hier wiederum innerhalb bestimmter Ordnungen, wie z.B. der Sperlingsvögel, nach Dauer und Einteilung bei den einzelnen Arten sehr verschieden gestaltet: Neben Möglichkeiten einer Zwei- oder Dreiteilung dieser Phase (Amsel, Star) findet sich auch die Ausbildung eines einheitlichen Zeitabschnittes, z.B. in den Fällen, wo mit dem Ende der Nestlingszeit der Jungvogel auch selbständig und flugfähig geworden ist und ein direkter Übergang in die Juvenilphase erfolgt.

Sowohl das Vorkommen einer mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Präjuvenilphase bei Nestflüchtern wie auch die starke Variabilität dieser Periode bei den einzelnen Nesthockerarten weist darauf hin, dass der Begriff der „Präjuvenilzeit" als abgeschlossene Periode als eigener Wert gesehen werden muss und nicht mit selbstverständlicher Ausschliesslichkeit und stark verallgemeinernd an den Ontogenesemodus der Nesthocker geknüpft werden darf.

Die oben versuchte erweiterte Definition der einzelnen Ontogenesestufen müsste auch zu gewissen Umstellungen innerhalb der Tabelle 3 (Vergleichendbiologische Typen der Vogelontogenese) in der Arbeit von PORTMANN (1935) führen, so zunächst zu einer Vermehrung der senkrechten Kolonnen in der Weise, dass z.B. die Ordnung der Galli (Kolonne I) entsprechend unserer Charakterisierung in die Megapodiden und in die Phasianiden gegliedert würde. Ebenso könnte in Kolonne VI, was die von uns untersuchten Arten anbetrifft, eine Aufteilung in Tauben und Segler einerseits und Papageien andererseits erfolgen. —

PORTMANN (1938*a*) hat den Fragenkomplex um die Ontogeneseform Nestflüchter — Nesthocker am Beispiel der Hühner und Sperlingsvögel behandelt. Diese auf den wichtigsten Gegensätzen beruhende Gegenüberstellung ist als Ausgangspunkt für weitere Differenzierungsversuche nach wie vor gerechtfertigt.

Von Studien über das embryonale und postembryonale Organwachstum bei einzelnen Nestflüchter- und Nesthockerarten ausgehend, versuchte unser Überblick in Verbindung mit anderen ontogenetischen Fakten einige ergänzende Aspekte aufzuzeigen. Innerhalb des weiten Problemkreises der Vogelentwicklung und ihrer Bedeutung in evolutiver Hinsicht kann unser Beitrag, der sich mit einigen

wenigen Beispielen befasst, nur fragmentarisch sein. Doch hoffen wir, hier gezeigt zu haben, dass der ursprüngliche Versuch einer Gliederung durch neue, vertiefte Beobachtungen erweitert werden kann und damit seine Fruchtbarkeit als Arbeitshypothese erweist.

Zusammenfassung

1. Die Arbeit untersucht das Organ- und Körperwachstum während der späteren Embryonalzeit und der Postembryonalzeit bei folgenden Vogelarten: Nestflüchter: *Anas platyrhynchos*; *Gallus domesticus*; Nesthocker: *Melopsittacus undulatus*, *Apus melba*, *Columba domestica*; *Turdus merula*, *Passer domesticus*, *Sturnus vulgaris*.

Das Gewichtswachstum der Stoffwechselorgane (Darm, Leber, Niere), der Kreislauf- und Atmungsorgane (Herz, Lunge) und der Organe des Nervensystems (Hirn, Augen) wird in halblogarithmischer graphischer Darstellung verglichen. Ferner werden das Organwachstum als Funktion des Körperwachstums sowie die relativen Gewichte und in bestimmten Entwicklungsabschnitten die Trockensubstanz der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments im einzelnen behandelt.

2. Das postembryonale Organwachstum beider Ontogenesegruppen wird zusammenfassend an Hand der postembryonalen Vermehrungsfaktoren verglichen. Sowohl bei den Nestflüchtern wie bei den Nesthockern liegen die Werte für Hirn und Augen bedeutend tiefer als für die andern Organe. — Hirn und Augen der Nestflüchter erfordern die geringste postembryonale Wachstumsleistung, bezogen auf das Wachstum des Gesamtkörpers.

3. Im Vergleich des Organwachstums als Funktion des Körperwachstums verhalten sich die Stoffwechselorgane beider Ontogenesegruppen postembryonal im allgemeinen umgekehrt wie in der Embryonalzeit, wo sie durchwegs positiv allometrisch wachsen. Herz und Lunge zeigen überwiegend isometrisches oder doch annähernd isometrisches Wachstum. Das embryonale Hirnwachstum ist bei beiden Ontogenesegruppen durch negative Allometrie gekennzeichnet. Postembryonal folgt weiterhin negative Allometrie bei den Nestflüchtern und annähernd isometrisches oder schwach positiv allometrisches Wachstum bei den Nesthockern.

4. Die relativen Organgewichte (Prozentanteile der Organgewichte am jeweiligen Gesamtkörpergewicht) nehmen bei Darm und Leber während der Embryonalzeit überall zu, was sich postembryonal fortsetzt. Demgegenüber

vermindern Hirn und Augen ihre Relativgewichte während der embryonalen Beobachtungszeit und auch noch einige Tage nach dem Schlüpfen kontinuierlich.

5. Embryonal zeigen die Organe besonders auf den Schlüpftag hin fast überall eine Zunahme ihres Trockensubstanzgehaltes, und auch postembryonal erfolgt — wenn auch oft unter Schwankungen — ein allgemeiner Anstieg der Werte. Das Hirn der untersuchten Nesthockerarten weist von allen Organen den höchsten postembryonalen Vermehrungsfaktor seines Trockensubstanzgehaltes auf.

6. Die einzelnen Entwicklungsabschnitte werden in Auseinandersetzung mit anderen Autoren auf ihre Besonderheiten geprüft.

a). Embryonalperiode: Die im Hinblick auf mehrere ontogenetische Fakten wichtige Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag („potentielle Schlüpfreife" nach PORTMANN, 1959) findet im Stand der Gewichtsentwicklung der Organe keinen besonderen Ausdruck. Lediglich für Hirn und Augen bei einigen Arten lassen sich gewisse Übereinstimmungen in der Gewichtsentwicklung um den 13.—14. Bruttag feststellen. — In bezug auf die relativen Organgewichte verwirklicht die Stockente während der fortschreitenden Embryonalzeit die typische Nestflüchtersituation: Schlechtere Ausrüstung mit energieproduzierenden Organen (z.B. Darm) und bessere Ausrüstung mit energieverbrauchenden Organen (z.B. Hirn). Die von uns untersuchten Nesthocker zeigen die umgekehrten Verhältnisse.

b). Schlüpftag: Das bei rangniedrigen Vögeln in bezug auf das Körperwachstum schnellere embryonale Hirnwachstum führt zu entsprechend höheren relativen Hirngewichten am Schlüpftag. Bei den Passeres dagegen wird das Überwiegen des Darmsystems über das Hirn zu diesem Zeitpunkt besonders deutlich. — Ein Vergleich der Prozentanteile der Organgewichte an ihrem jeweiligen Adultgewicht zeigt am Schlüpftag ebenfalls das starke Zurückbleiben der Stoffwechselorgane und den fortgeschrittenen Zustand des Hirns bei den Nestflüchtern. — Der Trockensubstanzgehalt des Hirns (als Ausdruck des Myelinisationsgrades) ist bei den Nestflüchtern zur Zeit des Schlüpfens im allgemeinen beträchtlich höher als bei den Nesthockern. Auch die Leber der Nestflüchter zeigt diese Erscheinung.

c). Postembryonalperiode: Die Möglichkeit einer Unterteilung der Postembryonalzeit in eine präjuvenile und eine juvenile Periode (SUTTER, 1943) wird an unseren Beispielen geprüft (S. 1548). – Zwischen dem Ende der Nestlingszeit und dem Zeitpunkt, zu dem die den Adultwerten entsprechenden Gewichte von Körper und Organen auftreten, besteht bei den von uns untersuchten Nesthockerarten kein konstantes Verhältnis. Das Ende der Postembryonalperiode darf nicht ohne weiteres als „Wachstumsabschluss" bezeichnet werden. — Bei

den Nesthockern, aber auch bei der Stockente treten postembryonale Übergewichte von Gesamtkörper, Stoffwechselorganen und Herz und Lunge in Erscheinung (S. 1553). In manchen Fällen werden sie durch sog. postembryonale Höchstgewichte, welche die Adultwerte nicht überschreiten, ersetzt.

7. Ausgehend vom ursprünglichsten Ontogenesemodus der Vögel (Megapodiden), werden die Ontogenesemerkmale, insbesondere die Wachstumsverhältnisse bei den untersuchten Vogelarten, auf ihre evolutive Wertigkeit geprüft (S. 1562).

a). Nestflüchter: Für *Gallus domesticus* und andere Vertreter der Phasianiden findet sich neben eindeutig primären schon eine Reihe von sekundären Ontogenesemerkmalen. Dasselbe gilt in noch stärkerem Masse für *Anas platyrhynchos* als Vertreter der Anatiden, die in ökologischer Wertung typische Nestflüchter sind, morphologisch aber eine bereits durch zahlreiche sekundäre Entwicklungszüge gekennzeichnete Gruppe darstellen.

b). Nesthocker: Die Taube weist neben klar sekundären auch noch primäre Ontogenesemerkmale auf. In der Entwicklung des Alpenseglers überwiegen nach unseren Befunden die sekundären Kennzeichen deutlich, und der Wellensittich als hoch cerebralisierter Nesthocker zeigt in seiner Ontogenese durchwegs sekundäre Merkmale. Dasselbe gilt vor allem auch hinsichtlich des Organwachstums für die drei von uns untersuchten Sperlingsvögel.

8. Es wird eine Erweiterung des Schemas der Ontogenesestufen von Portmann (1935) versucht (S. 1585). Für die Ontogenesestufe I scheint eine Unterteilung in a) Megapodiden und b) Phasianiden angezeigt zu sein. Bei der Ontogenesestufe II ist auf das Vorhandensein von Arten mit relativ hoher Cerebralisation, in verschiedener Weise sekundär gekennzeichneten Wachstumsverhältnissen und einer deutlich zweigeteilten Postembryonalzeit (Enten) hinzuweisen. — Bei der Ontogenesestufe VI wird eine vorläufige Aufteilung in zwei Gruppen vorgeschlagen: a) Niedrig cerebralisierte Nesthocker mit primären und sekundären Ontogenesemerkmalen (Tauben, Segler); b) hoch cerebralisierte Nesthocker mit ausschliesslich sekundären Entwicklungszügen (Papageien). — In der Ontogenesestufe VII ist die Entwicklungsform der Sperlingsvögel durch zahlreiche arttypische Verschiedenheiten sehr vielfältig gestaltet.

9. Aufgrund der bei den untersuchten Arten festgestellten Verhältnisse wird der Begriff der Postembryonalzeit nochmals überprüft und abschliessend definiert (S. 1588). Eine Zweiteilung der Postembryonalperiode (Präjuvenil- und Juvenilperiode) gilt nicht ausschliesslich für den Ontogenesemodus der Nesthocker, sondern kann auch in Fällen typischer Nestflüchterentwicklung in Erscheinung treten.

Résumé

Cette étude traite de la croissance (augmentation de poids) embryonnaire et postembryonnaire des organes et du corps chez huit espèces d'oiseaux, nidifuges et nidicoles.

Dans la période embryonnaire, la part des organes produisant de l'énergie (p.ex. l'appareil digestif) est plus grande que celle des organes consumant de l'énergie (le cerveau p.ex.) chez les nidifuges tandis qu'on trouve les proportions inverses chez les nidicoles. Au moment de l'éclosion ces différences sont très nettement présentes.

Des excédents du poids postembryonnaires de l'appareil digestif, du foie et des reins, du cœur et des poumons ainsi que du corps sont observés non seulement chez les nidicoles mais aussi chez des espèces nidifuges (*Anas platyrhynchos*).

Nous caractérisons l'ontogenèse des espèces examinées sous l'aspect évolutif, avant tout par les faits de croissance. Dans le développement des nidifuges, des caractères archaïques, primaires sont accompagnés par des traits phylogénétiquement plus récents, secondaires (Phasianidés). Les Anatidés représentent un groupe d'oiseaux nidifuges typiques du point de vue écologique; d'autre part, l'aspect morphologique montre de nombreux traits secondaires. Les deux espèces nidicoles *Columba domestica* et *Apus melba* combinent des caractères primaires et secondaires, mais le deuxième groupe est dominant dans l'ontogenèse de l'*Apus*. Le développement du *Melopsittacus undulatus* et des trois espèces examinées des Passereaux ne présente que des caractères secondaires.

Notre analyse conduit à une révision et à un élargissement du schéma classifiant les formes d'ontogenèse des oiseaux de Portmann (1935).

Summary

This paper deals with the embryonic and postembryonic growth (increase of weight) of the organs and the body in nidifugus and nidicolous birds in eight species.

In the embryonic period the share of energy producing organs (e.g. digestive tract) is greater than the share of energy consuming organs (e.g. brain) in the nidifugous birds, whereas there are opposite proportions in the nidicolous birds. On hatching too these differences are seen much clearly.

Postembryonic overweights (digestive tract, liver, kidney, heart, lung as well as the whole body) are found not only in the nidicolous birds but also in species of nidifugous birds as *Anas platyrhynchos*.

The ontogeny of the different species is defined from the evolutionary aspect,

the facts of growth always being emphasized. In the development of nidifugous birds archaic, primary features are accompanied by several phylogenetical younger, secondary features (Phasianidae). The Anatidae represent a group of typical nidifugous birds as regards their ecology; but from the morphological aspect, they show many secondary features. The nidicolous birds *Columba domestica* and *Apus melba* combine both primary and secondary characteristics, the second group exceeding the first group of features in the development of *Apus*. Only secondary characteristics are found in *Melopsittacus undulatus* and in the three investigated species of the Passeres.

A revision and enlargement of the scheme classifying the ontogenetic forms of birds (PORTMANN, 1935) is proposed.

Die unveröffentlichen Tabellen *A-M*, auf die im Text Bezug genommen ist, können bei Bedarf bei der Autorin angefordert werden.

LITERATUR

ARN, H. 1945. *Zur Biologie des Alpenseglers Micropus melba melba (L.)*. Schweiz. Arch. Ornith. 2 (4): 137-184.

— 1960. *Biologische Studien am Alpensegler*. Solothurn.

ASHBY, E. 1929. *Notes on the unique methods of nidification of the Australian Mallee-Fowl*. Auk 46: 294-305.

BECKER, R. 1959. *Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von Megapodius freyc. reinw. und ihre Beziehung zur Nestlingsdune der Hühnervögel*. Rev. suisse Zool. 66: 411-531.

BÖSIGER, E. 1950. *Vergleichende Untersuchungen über die Brustmuskulatur von Huhn, Wachtel und Star*. Acta anat. 10: 385-429.

BUFFON, L., Comte de. 1792. *Histoire naturelle des Oiseaux*, T. 12. Berne.

BUSSMANN, J. 1937. *Biologische Beobachtungen über die Entwicklung der Schleiereule*. Schweiz. Arch. Ornith. 1 (9): 377-390.

CLARK, G. A. 1960. *Notes on the embryology and evolution of the Megapodes (Aves: Galliformes)*. Postilla. 45:1-7.

— 1964. *Ontogeny and evolution in the Megapodes (Aves: Galliformes)*. Postilla. 78: 1-37.

CUÉNOT, L. 1925. *L'adaptation*. Paris.

DUYFF, J. W. 1939*a*. *Growth of chick embryos*. Acta. neerl. Morph. 2: 152-164.

— 1939*b*. *Dry matter of embryonic organs*. Acta neerl. Morph. 2: 165-169.

EDINGER, T. 1950. *Die Paläoneurologie am Beginn einer neuen Phase*. Experientia 6 (7): 250-258.

FRANZ, V. 1924. *Geschichte der Organismen*. Jena.

GADOW, H. 1891-93. Vögel. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6, 4. Abt. Leipzig.

HAARDICK, H. 1941. *Wachstumsstufen in der Embryonalentwicklung des Hühnchens*. Biologia gen. 15: 30-74.

HEINROTH, O. 1922. Die Beziehung zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. J. Ornith. 70: 172-285.

— und M. HEINROTH. 1924-33. *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin.

HUDEC, K. 1961. *Postnatal development in the Starling (Sturnus vulgaris) under natural conditions.* Zool. Listy 10 (24): 305-330.

HUXLEY, J. S. 1924. *Constant differential growth-ratios and their significance.* Nature (Lond.) 114: 895-896.

— und G. TEISSIER. 1936. *Zur Terminologie des relativen Grössenwachstums.* Biol. Zbl. 56: 381-383.

JOOS, Ch. 1941. *Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese des Darmtractus von Melopsittacus undulatus Gould.* Verh. naturf. Ges. Basel 53: 15-70.

— 1952. *Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln.* Rev. suisse Zool. 59: 315-338.

KAUFMAN, L. 1927. *Recherches sur la croissance du corps et des organes du Pigeon.* Biologia gen. 3: 105-128.

— 1929. *Les différences du taux d'accroissement des oiseaux sont-elles manifestes pendant la vie embryonnaire?* Arch. Anat. microsc. 25: 325-335.

— 1930. *Innere und äussere Wachstumsfaktoren. Untersuchungen an Hühnern und Tauben.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 122: 395-431.

— 1962. *„Metamorphosis" in pigeons.* Acta biol. cracov, Ser. Zool. 5: 317-326.

— und M. LASKOWSKI. 1931. *Wachstumsgeschwindigkeit und K:Ca-Quotient.* Biochem. Z. 242: 424-435.

— und A. NOWOTNA. 1934. *Heterogonisches Wachstum und chemische Zusammensetzung der Leber bei Tauben.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 235: 247-255.

KIRKPATRICK, C. M. 1944. *Body weights and organ measurements in relation to age and season in Ring-Necked Pheasants.* Anat. Rec. 89: 175-194.

KOCHER, C. 1948. *Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (Micropus m. melba L.).* Rev. suisse Zool. 55: 57-116.

KRAICZICZEK, M. 1956. *Die Beziehungen der Entwicklungsphasen und des Funktionszustandes der innersekretorischen Drüsen zu den Wachstumsstufen des Hühnerembryos. I. Thyreoidea.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 148: 518-537.

KRAMER, G. 1953. *Über Wachstum und Entwicklung der Vögel.* J. Ornith. 94: 194-199.

— 1959. *Die funktionelle Beurteilung von Vorgängen relativen Wachstums.* Zool. Anz. 162: 243-255; 263-266.

LANG, E. M. und R. A. STAMM. 1957. *Zur Aufzucht eines Arabastardes im Zoologischen Garten Basel.* Ornith. Beob. 54: 182-189.

LATIMER, H. B. 1924. *Postnatal growth of the body, systems and organs of the single-comb White Leghorn chicken.* J. agric. Res. 29: 363-397.

— 1925*a*. *The postnatal growth of the central nervous system of the chicken.* J. comp. Neurol. 38: 251-297.

— 1925*b*. *The relative postnatal growth of the systems and organs of the chicken.* Anat. Rec. 31: 233-253.

— 1928. *Growth changes in the body and some of the organs of the chick at time of hatching.* Anat. Rec. 39: 215-228.

MESSMER, E. und I. MESSMER. 1956. *Die Entwicklung der Lautäusserungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (Turdus merula merula L.).* Z. Tierpsychol. 13: 341-441.

Mitchell, H. H., L. E. Card and T. S. Hamilton. 1926. *The growth of white Plymouth Rock Chickens.* Univ. Ill., Agric. exp. Stn. Bull. 278: 71-132.

Novotny, J. 1958. *Beitrag zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Amsel.* Zool. Listy, 7 (21): 272-291.

Pohlman, A. G. 1919/20. *Concerning the causal factor in the hatching of the chick, with particular reference to the musculus complexus.* Anat. Rec. 17: 89-104.

Portmann, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biother. 1: 59 : 90.

— 1937. *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des Rosenpelikans.* Rev. suisse Zool. 44: 363-370.

— 1938*a*. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel.* Rev. suisse Zool. 45: 273-348.

— 1938*b*. *Über das postembryonale Wachstum pelargomorpher Vögel.* Verh. schweiz. naturf. Ges. Chur, 119. Jahresvers.: 190-192.

— 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse Zool. 49: 169-185.

— 1945. *Die postembryonale Entwicklung des Graureihers (Ardea cinerea L.) und ihre vergleichend-biologische Bedeutung.* Schweiz. Arch. Ornith. 2 (4): 181-184.

— 1946/47. *Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux. I. Introduction.* Alauda 14: 2-20. *II. Les indices intracérébraux.* Alauda 15 (1): 1-15. *III. Cérébralisation et mode ontogénétique.* Alauda 15 (2): 161-171.

— 1952. *Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisations-Studien.* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 8: 253-262.

— 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici, Basel 1954: 138-151. Basel.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Vjschr. naturf. Ges. Zürich (Festschr. Steiner) 104: 200-207.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Mediz. Grundlagenforschg. 4: 1-62.

Rössle, R. 1923. *Wachstum und Altern.* München.

Rogulska, T. 1962. *Differences in the process of ossification during the embryonic development of the chick (Gallus dom.), rook (Corvus frugilegus) and black-headed gull (Larus ridibundus).* Zoologica Pol. 12: 223-233.

Rubner, M. 1923. *Die Beziehung des Kolloidalzustandes der Gewebe für den Ablauf des Wachstums.* Sber. preuss. Akad. Wiss. Berlin, Physik.-math. Kl. 24: 253-259.

Scheminsky, F. 1930. *Wasserhaushalt und Wachstum.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 223: 645-656.

Schiess, L. 1963. *Die postembryonale Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln (Unter besonderer Berücksichtigung der Limicolen).* Rev. suisse Zool. 70: 689-743.

Schifferli, A. 1948. *Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star.* Rev. suisse Zool. 55: 117-212.

Schmalhausen, I. 1926. *Studien über Wachstum und Differenzierung. III. Die embryonale Wachstumskurve des Hühnchens.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 108: 322-387.

SCHMALHAUSEN, I. 1927*a*. *Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. I. Über die Gesetz mässigkeiten des embryonalen Wachstums.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 109: 455-512.

— 1927*b*. *id. II. Das Problem des proportionalen Wachstums.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 110: 33-62.

SCHMEKEL, L. 1962. *Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel.* Rev. suisse Zool. 69: 559-615.

STREICH, G. G. und E. A. SWETOSAROW. 1937. *Die Entwicklung der Proportionalität im Wachstumsprozess der Vögel.* Zool. Jb., Allg. Zool. 58: 113-126.

STRESEMANN, E. 1927/34. *Aves*, In: KÜKENTHAL, Handbuch der Zoologie, Bd. VII, 2. Hälfte. Berlin/Leipzig.

SUTTER, E. 1943. *Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. schweiz. naturf. Ges., LXXV, Abh. 1: 1-110.

— 1952. *Über das Wachstum der Pinguine.* Ornithol. Beob. 49: 79-84.

— 1965. *Zum Wachstum der Grossfusshühner (Alectura* und *Megapodius).* Ornithol. Beob. 62: 43-60.

THOMSON, A. L. 1964. *A new dictionary of Birds.* London.

VESELOVSKY, Z. 1953. *Postembryonale Entwicklung unserer Wildenten.* Sylvia 14: 36-79.

WACKERNAGEL, H. 1952. *Künstliche Aufzucht von zwei Brillenpinguinen.* Ornithol. Beob. 49: 69-79.

— 1954. *Der Schnabelwulst des Stars (Sturnus vulgaris L.). Ein Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Sperlingsvögel.* Rev. suisse Zool. 61: 9-82.

WIRZ, K. 1954. *Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria.* Acta anat. 20: 318-329.

WURMBACH, H. 1950. *Untersuchungen über die Rolle des Wassers beim Wachstum und der Metamorphose der Amphibienlarven.* Verh. dt. Zool. in Marburg. 59-91.